ANATOMISCHE HEFTE.

ERSTE ABTEILUNG.

ARBEITEN AUS ANATOMISCHEN INSTITUTEN.

31. BAND (93., 94., 95. HEFT).

ANATOMISCHE HEFTE.

BEITRÄGE UND REFERATE

ZUR

ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE.

UNTER MITWIRKUNG VON FACHGENOSSEN

HERAUSGEGEBEN VON

FR. MERKEL UND **R. BONNET**

O. Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE IN GÖTTINGEN. O. Ö. PROF. DER ANATOMIE IN GREIFSWALD.

ERSTE ABTEILUNG.

ARBEITEN AUS ANATOMISCHEN INSTITUTEN.

31. BAND (93., 94., 95. HEFT.)

MIT 65 TAFELN UND 73 FIGUREN IM TEXTE.

WIESBADEN.

VERLAG VON J. F. BERGMANN.

1906.

Druck der Kgl. Universitätsdruckerei von H. Stürtz in Würzburg.

Inhalt.

Aus dem anatomischen Institut in Bern.

ÜBER DIE PNEUMATISATION DES TAUBENSCHÄDELS.

VON

MIRA LURJE

AUS DWINSK.

Mit den Tafeln 1/10 und 1 Figur im Texte.

Die vorliegende unter Leitung von Herrn Prof. Strasser ausgeführte Arbeit über die Pneumatisation des Taubenschädels schliesst sich als Fortsetzung an die in den anatomischen Heften (4) veröffentlichte Untersuchung von Frau Blumstein an. Es war zunächst von Interesse festzustellen, ob der Vorgang der Pneumatisation des Knochenmarkes im Kopfskelett im wesentlichen auf dieselbe Weise vor sich geht, wie an den Knochen des Rumpfes und der Extremitäten oder ob vielleicht, wegen der besonderen komplizierten Verhältnisse der Schädelentwickelung, hier besondere Modifikationen des Prozesses zur Beobachtung kommen. Sodann erschien es mit Rücksicht auf die allgemeinen, in der Einleitung der Arbeit von Frau Blumstein und in früheren Publikationen von Prof. Strasser berührten Fragen über die Bedeutung und die Ursachen der Knochenpneumatisation (Litt.-Verz. 1, 2 u. 3) wünschenswert, die Wechselbeziehungen zwischen der Skelettentwickelung und der Pneumatisation gerade am Schädel und speziell am Vogelschädel, als besonders günstigem Studienobjekt, zu verfolgen. Eine eingehende und zusammenhängende Untersuchung über die Entwickelung der pneumatischen Höhlen des Vogelkopfes liegt nicht vor. Selbst bei Suschkin, in dessen gelehrter und vorzüglicher Monographie über den Schädel des Rüttelfalken (5) finden sich nur gelegentliche wenn auch wertvolle Hinweise auf den Fortschritt des Pneumatisationsvorganges in den verschiedenen Entwickelungsstadien. Eine genauere Verfolgung und zusammenhängende Darstellung des Gegenstandes lag offenbar nicht im Plane des Autors.

Allerdings sind wir über den Umfang der Pneumatisation des ausgebildeten Vogelschädels bei den verschiedenen Arten, über den Zusammenhang der pneumatischen Räume untereinander, und über Form, Zahl und Lage der pneumatischen Öffnungen, welche in die Knochen hineinführen, ziemlich gut unterrichtet. Es sei in dieser Hinsicht auf die Lehrbücher der Zoologie, auf die Darstellung von Selenka und Gadow in Bronns Klassen und Arten des Tierreichs, auf Fürbringers bekannte gewaltige Monographie, aber besonders auch auf die schon 1811 erschienenen „Osteographischen Beiträge von Christ. Ludw. Nitzsch" als der ersten grundlegenden Arbeit über den Gegenstand verwiesen.

Der verschiedene Grad der Ausbildung der Pneumatizität beim ausgewachsenen Tier in den verschiedenen Arten lässt eine Reihe aufstellen, welche von wenig pneumatisierten Formen zu stark pneumatischen führt und einen gewissen Fingerzeig giebt bezüglich des Fortschrittes des Pneumatisationsvorganges in der Ontogenese des einzelnen Tieres. Auch die Lage der pneumatischen Öffnungen ist natürlich in dieser Hinsicht bedeutsam. Ohne in Einzelheiten einzutreten, wollen wir doch aus den Angaben der Litteratur dasjenige hervorheben, was zu einer raschen Orientierung über die Disposition und Ausbreitung der pneumatischen Höhlen dienen kann.

Die Pneumatisation des Kopfskelettes der Vögel nimmt ihren Ausgang von zwei Stellen aus, von der Paukenhöhle und von der Nasenhöhle. Nitzsch beginnt seine osteographischen Beiträge mit folgenden Worten:

„Die Knochen der Vögel, insofern sie in die Sphäre des Respirationsorganismus gezogen sind, bilden zwei verschiedene Systeme, eins welches nur vermittelst der Luftröhre und Lunge mit Luft gefüllt wird, und ein anderes, das unmittelbar aus der Nase oder Mundhöhle dieselbe empfängt. Zu diesem gehören die pneumatischen Knochen des

Kopfes, zu jenen die des Rumpfes, des Halses und der äusseren Bewegungsglieder.

Was die Kopfknochen betrifft, so ist beiläufig gesagt, die herrschende Meinung irrig, als würden sie sämtlich auf dem einzigen Wege der häutigen Röhre, welche man mit der Tuba eustachiana vergleicht, mit Luft versehen. Ich habe im Gegenteil sehr oft, ganz besonders deutlich bei Eulen, eine offene, unmittelbare Gemeinschaft zwischen den pneumatischen Höhlen der Schädelknochen und der Nase gefunden, so dass sich bei der Verschliessung der Choanen vom Rachen her, durch Einblasen oder Einspritzen in die Nasenhöhle alle Luftknochen des Kopfes füllen liessen. Da übrigens die Schädelhöhlen mit der Trachea und den Lungen weder in mittelbarer, noch in unmittelbarer Verbindung stehen, so ist durch sie im Kopf der Vögel ein neues partikuläres Atmungsorgan angelegt, während die Divertikel in den Knochen des Rumpfes, Halses und der Glieder nur Amplifikation der Lungenrespiration sind."

Von S. 14 bis S. 52 sodann spricht Nitzsch von den pneumatischen Knochen des Kopfes:

„Indem wir mit der Hirnschale den Anfang machen, ist zu bemerken, dass sowie die Stücke, aus welchen dieses Knochengewölbe ursprünglich besteht, sehr bald zu einem einzigen verwachsen, auch die Lufthöhlen gemeinschaftlich sind und zum Teil sein müssen, da mehrere ursprüngliche Stücke keine eigene Luftlöcher haben, sondern nur aus den Höhlen der andern ihre Luft erhalten können."

„Um die Ohren herum, besonders an der, oft sehr aufgetriebenen Basis der Hirnschale ist der Anfang der Lufthöhlen im Schädel." Er beschreibt sodann den verschiedenen Grad der Ausbreitung der Lufthöhlen von dieser Stelle aus bei den verschiedenen Vogelarten von den Steissfüssen (Podiceps) an, wo nichts weiter hohl ist, als die Basis; in andern Fällen breitet sich die Luft aus in die Diploe der Schläfe, des Hinterhauptes

und dann von unten vorwärts durch den „schnablichten Fortsatz des Keilstücks und das Rudiment des Ethmoidalstücks bis oben an die Verbindung der Stirn- und Obermaxillarbeine“, während das übrige des Hirnschalengewölbes keine Luft enthält. — Bei andern kommuniziert dann jene vordere Stirnhöhle mit der Basilarhöhle, ausserdem noch durch einen Gang längs des Orbitalrandes auf beiden Seiten und bisweilen durch einen mittleren in der Richtung der ehemaligen Stirnnaht — also auf vier getrennten Wegen. In sehr vielen Vögeln aber, vielleicht in den meisten, ist die ganze Hirnschale durchaus lufthaltig. „Je grösser der Kopf im Verhältnisse zum Körper ist, je mehr äusseren Umfang die Hirnschale bekommt, desto geräumiger und ausgedehnter werden die Höhlen in derselben“ etc.

Die Öffnungen, durch welche die Luft in die Hirnschale kommt, sind teils hinter dem Trommelfell in der Paukenhöhle über und unter, oder vor und hinter dem eiförmigen Loche, teils am Insertionspunkte der sogenannten eustachischen Röhre gelegen. Die Luft gelangt in die Paukenhöhle durch die Tuba an ihrem einfachen oder mitunter doppelten Insertionspunkt. Die Luft kommt hier gleich in einen Höhlengang, welcher zwischen beiden Ohren eine Gemeinschaft eröffnet, durch diesen gelangt sie auf beiden Seiten unter das Trommelfell.

„Aus der Paukenhöhle führt ein vorderes unteres Loch neben der Einmündung der Tuba nach vorn in die Basis des Schädels, dann in das Ethmoidalstück und vordere Stirndivertikel. Ein anderes Loch ist höher, zwischen den beiden Gelenkhügeln des Gelenkbeins (Quadratum) angebracht und bringt die Luft in die Zellen der obern hintern und Seitenteile der Hirnschale.“ Bei einigen Vögeln aber, wo die Tube eng ist, gelangt die Luft, ohne durch letztere getreten zu sein, aus der Nasenhöhle durch die „Cella infraocularis“ direkt unter das Trommelfell (vgl. auch: Nitzsch commentatio der respiratione animalium S. 11).

Die Thränenbeine sind nach Nitzsch meist luftführend, auch bei den Tauben. Ihre Luftlöcher liegen an der innern, der Nase oder Ethmoidalscheidewand zugekehrten Seite. Das Skelett des Oberschnabels besteht aus dem Zwischenkiefer, den Nasenbeinen und den Obermaxillarbeinen, die meist einheitlich verwachsen und gemeinsame pneumatische Höhlen haben. Der Eingang für die Luft ist sehr deutlich bei den grossschnabeligen Vögeln. Der pneumatische Zugang findet sich jederseits über der Unterfläche da, wo das niemals pneumatische Jochbein mit dem Untermaxillar- und Maxillarstück sich verbindet. Es liegen hier gemeiniglich mehrere grosse und kleine Löcher beieinander. Das Maxillarbein ist bei vielen Vögeln eigentümlich blasig rückwärts ausgedehnt mit grossem Luftraum. Vom Maxillarraum aus gelangt die Luft auch nach vorn in den übrigen Oberschnabel.

Bestandteile des Oberschenkels und Thränenbeins bekommen also Luft aus der Nasenhöhle; sie kommunizieren mitunter rückwärts mit den Lufträumen der Schädelkapsel durch die Cella infraocularis.

Das Quadratbein ist sehr häufig pneumatisch. Das Luftloch liegt gewöhnlich mehr oder weniger versteckt im Bereich der Paukenhöhle am „Schläffortsatze" nach hinten und erhält die Luft aus der Paukenhöhle, manchmal auch entfernter von der Paukenhöhle am Orbitalfortsatz. Die Pterygoide sind weit seltener pneumatisch, das Luftloch liegt meist in der Nähe der Artikulation mit dem Quadratbein und erhält die Luft von der Paukenhöhle. Die Gaumenbeine sind häufig nicht pneumatisch. Das Luftloch liegt in der Regel „oberwärts". Woher die Gaumenbeine, der „untere Vomer", der „obere Vomer" der Eulen, wenn sie pneumatisch sind, ihre Luft erhalten, wird von Nitzsch nicht genügend deutlich gesagt. Die untere Kinnlade ist fast immer pneumatisch. Die enge pneumatische Öffnung (zuerst von Camper bei verschiedenen Arten entdeckt) liegt oben dicht

bei, oder selbst an dem einwärtsgehenden Fortsatz, sie ist nadelspitzgross beim Hühnchen. Aus dem Boden der Paukenhöhle gelangt die Luft durch eine dicht am Quadrato-Mandibulargelenk nach unten gehende membranöse Röhre zu dieser Öffnung. Nitzsch entdeckte, dass ihre Wand bei manchen Vögeln, zu einer 1/2 bis 3 mm langen isolierbaren Röhre verknöchert, dieses röhrenförmige Knöchelchen nannte er Siphonium.

In Bronns Klassen und Arten des Tierreichs, Artikel Aves I, S. 41 sind im wesentlichen die citierten Angaben von Nitzsch wiederholt. Es wird hervorgehoben, dass die Gaumenbeine sehr selten pneumatisch sind, da sie die Funktion solider stützender Pfeiler haben. Im Falle der Pneumatisation empfangen sie Luft aus der Maxilla, mit der sie verwachsen. Eigene äussere Öffnungen besitzen sie nie. Im allgemeinen kommunizieren die Lufträume des Oberschnabels, wenn sie vorhanden sind, niemals direkt mit den Höhlen des Hirnschädels, vielleicht mit einziger Ausnahme der Nashornvögel. In den übrigen Fällen, selbst da, wo das Federgelenk zwischen Schnabel und Schädelkapsel festgelegt und unbeweglich ist, sind die beiden erwähnten Lufthöhlensysteme deutlich voneinander geschieden (auch bei den Pfefferfressern, wo der Oberschnabel eine weite Lufthöhle besitzt), indem das „Os frontale“ beide trennt.

Doch könne nach Nitzsch eine Cella infraocularis zwischen den Weichteilen des Augenhöhlenbodens bei manchen Vögeln eine Kommunikation zwischen den pneumatischen Nebenräumen der Nasenhöhle und dem mit der Paukenhöhle zusammenhängenden Luftraumsystem des Hirnschädels bewerkstelligen.

Einzelheiten über die pneumatischen Öffnungen finden sich dann noch bei der speziellen Beschreibung der Knochen.

Die erwähnten Angaben über den fertigen Zustand der Pneumatisation sind im grossen und ganzen zutreffend. Wenden wir uns daher sofort zu unseren eigenen Untersuchungen über

Fig. 1.

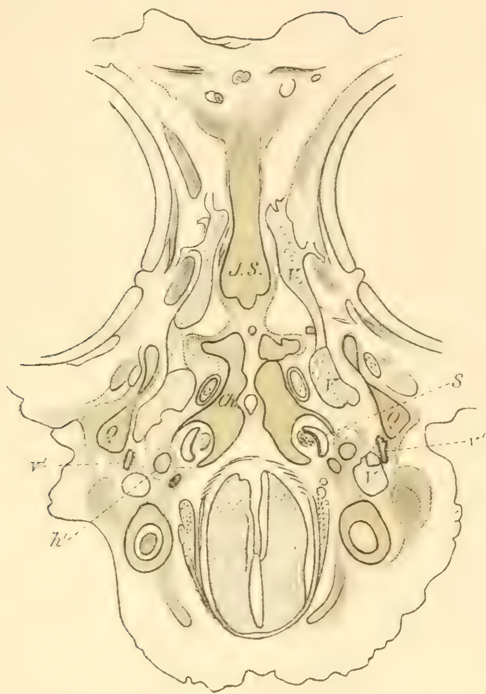


Fig. 2.



Fig. 3.

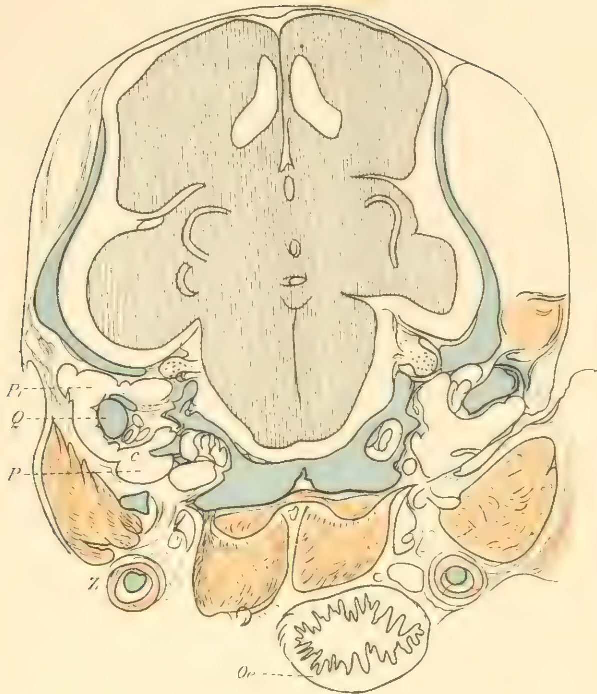
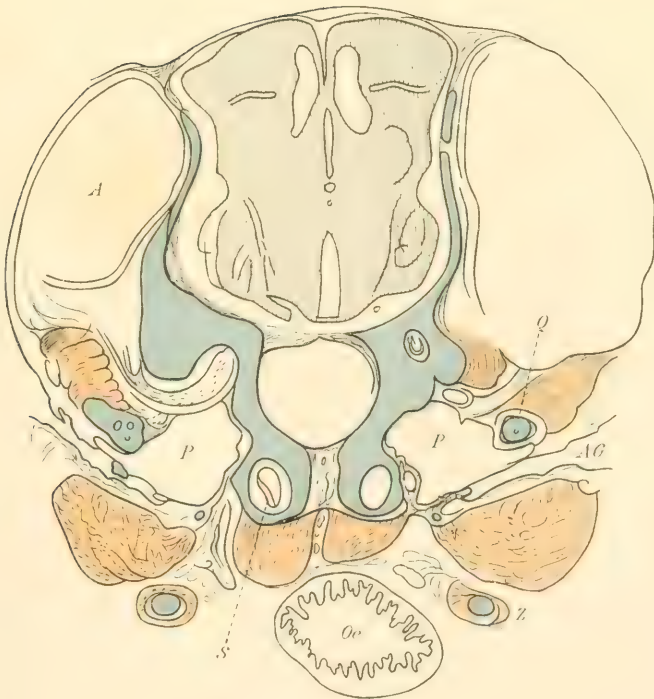


Fig. 1.



Verlag v. J. F. Bergmann, Wiesbaden

Kgl. Univers.-Druckerei v. H. Stürtz, Würzburg

Fig. 5.

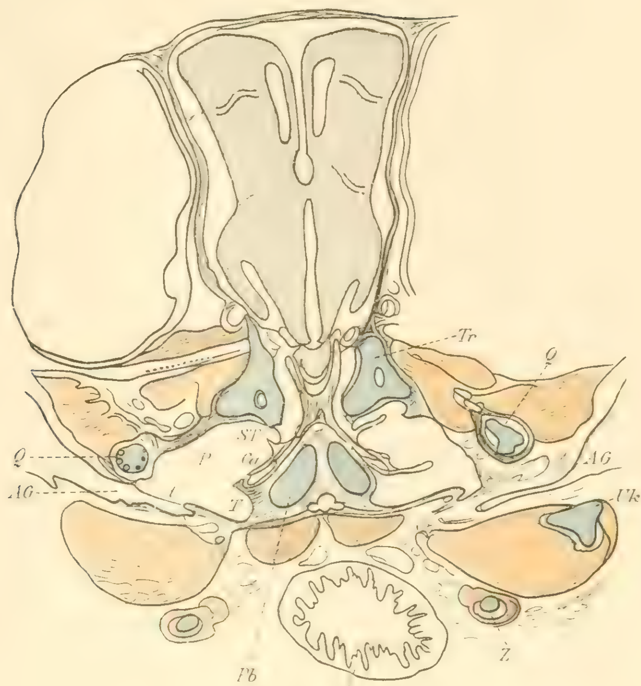
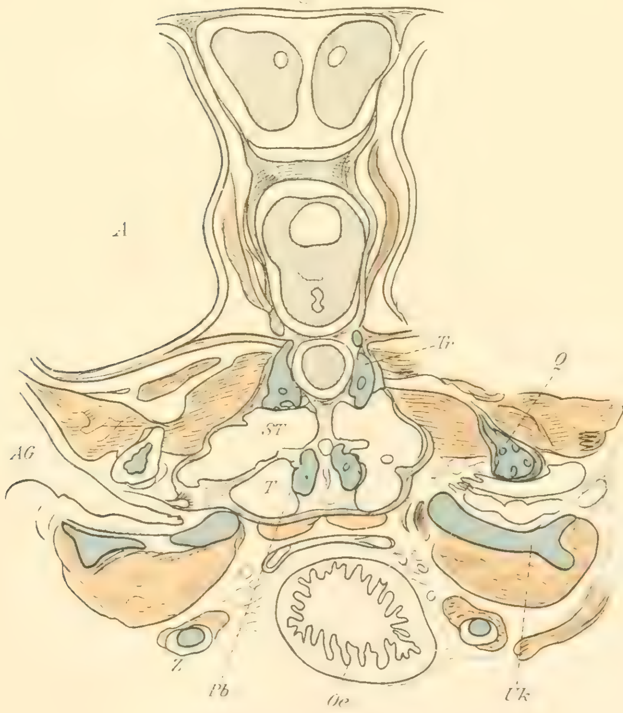


Fig. 6



Verlag v. J. F. Bergmann, Wiesbaden. Kgl. Univers.-Druckerei v. H. Stürtz, Würzburg.

die Entwickelung der pneumatischen Höhlen, wobei auch die Beobachtungen von Suschkin über den Gegenstand Berücksichtigung finden sollen.

Eigene Untersuchungen.

Material und Technik.

Als Objekt für die Untersuchung des Pneumatisationsvorganges im Schädel haben wir die Taube gewählt. Die Pneumatisation des Taubenschädels erreicht einen verhältnismässig hohen Grad; es bleiben frei von Lufträumen, abgesehen von den Elementen des Zungenbeinapparates nur einzelne Bestandteile des Oberschnabels (Gaumenbeine, Pterygoide, Jochbogen etc.).

Wegen dieses Umstandes ist wenigstens zum ersten Studium der Pneumatisationsvorgänge der Taubenschädel ein besseres Objekt als z. B. der Schädel des Huhns. Auch wählten wir dieses Objekt mit Rücksicht darauf, dass auch die Arbeit von Frau Blumstein sich wesentlich auf die Taube bezieht.

Es war zu erwarten, dass die Taube, wie dies Suschkin für den Rüttelfalken gezeigt hat, als Nesthocker ausgezeichnet sei durch verlangsamte Entwickelung namentlich des Skelettes in den Embryonalstadien und beschleunigte Entwickelung des Skelettes nach dem Ausschlüpfen. Da sich die Pneumatisation der Rumpfknochen namentlich während und nach der Zeit des Flüggewerdens ausbildet, so hielten wir uns auch beim Schädel zunächst wesentlich an diese späteren Entwickelungsstadien, mussten dann aber erkennen, dass der Prozess der Lufthöhlenbildung im Schädel wesentlich früher einsetzt, ja zum Teil schon fast gleichzeitig mit dem Auftreten der Verknöcherung beginnt.

Zur Untersuchung dienten Taubenembryonen aus dem Ei, Nesttauben verschiedenen Alters, welch letztere wir uns z. T. noch spät im Jahr durch die gütige Vermittelung des Herrn Prof. Spalitta aus Palermo verschaffen konnten, und halbwüchsige und alte flügge Tauben verschiedener Rasse. Die jüngsten Nesttauben zeigten zwischen den äussersten Punkten der Unterkiefergelenkenden eine Distanz von 1 cm. Von diesem Stadium bis zu Köpfen mit doppelt so grossem Breitendurchmesser stand uns eine kontinuierliche Reihe zur Verfügung. Es wurde dieses Material hauptsächlich zur Herstellung mikroskopischer Schnittserien verwendet.

Von den Köpfen wurde die Haut abgezogen, gewöhnlich auch enukleierten wir beide Bulbi, der Schnabel wurde aufgesperrt. Wir fixierten mit einer Mischung von 1 Teil Formalin und 3 Teilen (später 9 Teilen) Alkohol von 95% während dreier Tage. Eventuell Nachhärtung mit 95%igem Alkohol. Entkalkung mit 5%iger Salpetersäure während 2–4 Tagen je nach der Grösse der Köpfe. Auswaschen in destilliertem Wasser (mit Flüssigkeitswechsel), 3 Tage 5%iges Lithionwasser, 2 Tage Aqua destillata, Alkohol von steigender Konzentration.

Nach dem ersten Auswässern wurden die Köpfe in der Regel durch möglichst planparallel von einer Seite zur anderen mit breiter dünner Messerklinge geführte Schnitte in ca. 1 cm dicke Scheiben zerlegt (Schnittführung meist schräg vorwärts aufsteigend, ungefähr parallel der Gehirnbasis, oder rein frontal, quer zum Rand des Oberschnabels), oder auch median halbiert. Es ist diese Zergliederung sehr wichtig zur Erleichterung des Eindringens der Reagentien und besonders der Durchtränkungsmasse in die Lufthöhlen. Die Embryonen, bei den grösseren die Köpfe, wurden unzerteilt gelassen.

Die kleineren Objekte wurden in Paraffin eingebettet. Zur Paraffineinbettung kamen die Objekte aus absolutem Alkohol durch Karbolxylol (1 Tag) und Xylol (1 Tag) in Xylolparaffin

und verbleiben in demselben auf dem Brütofen längere Zeit. Dagegen wurde die Behandlung in geschmolzenem hartem Paraffin im Brütofen möglichst abgekürzt (6 Stunden, höchstens 12; Wechseln des Paraffins).

Die Schnitte von den Embryonen wurden mit Strasserscher Klebmasse direkt auf Glas geklebt, diejenigen der Köpfe von Nesttauben auf Papier. Die Nachbehandlung erfolgte genau in der Weise, welche in der Arbeit von Frau Blumstein (S. 20 und 21) beschrieben ist.

Die Hämalaunlösung wurde mit Vorteil ziemlich verdünnt genommen, und liessen wir sie dafür längere Zeit einwirken, indem wir sie allmählich etwas verstärkten. Die Entfärbung des Papiers gelingt dann vollkommen. Nachfärbung mit Karbol-xylol-Kreosot-Eosin.

Die grösseren Köpfe wurden in Celloidin eingebettet. (Mit Kollodiumdurchtränkung machten wir bei unserem Objekt, bei welchem eine vollkommen tadellose Füllung der Markräume und pneumatischen Höhlen verlangt wird, schlechte Erfahrungen.) Die Objekte kamen zuerst auf 2 Tage in Ätheralkohol, blieben dann in dünnflüssigem Celloidin 2 Wochen und mindestens ebensolang in dickflüssigem Celloidin. Dann brachten wir die Objekte in eine Glasschale, deren Grund etwa 1 cm hoch mit erstarrtem aber nicht völlig erhärtetem Celloidin bedeckt war, füllten ganz dickflüssiges Celloidin genügend hoch auf und bedeckten die Schale mit Filtrierpapier. Es erfolgt auf diese Weise die Erstarrung des Celloidins ziemlich rasch und gleichmässig und ohne, dass das Objekt zu Boden sinkt. Sobald die Masse schneidbar geworden, schnitten wir genügend grosse Blöcke heraus und legten sie in 80—85%igen Alkohol. Das Befestigen auf Schieferplatten (oder Zinkplatten), das Schneiden und die Nachbehandlung der Schnitte geschah in der von Frau Blumstein (S. 23) beschriebenen Weise.

Schaffer (9) hat empfohlen, die Entkalkung erst an den in

Celloidin eingebetteten Objekten vorzunehmen. Wir hatten mit diesem Verfahren bei Verwendung von 5%iger Salpetersäurelösung keine befriedigenden Resultate und haben deshalb im allgemeinen die Entkalkung vor der Celloidineinbettung vorgenommen. Es ist dies namentlich auch deshalb wichtig, weil es dann möglich ist, die Objekte für die Celloidindurchtränkung zu zerschneiden. Eine nachträgliche Säurebehandlung der in Celloidin eingebetteten Objekte wird aber notwendig, wenn sich beim Schneiden zeigt, dass die Entkalkung aus irgend einem Grunde ungenügend ist. Für diesen Fall möchten wir empfehlen, die nachträgliche Entkalkung der im Celloidinblock eingeschlossenen Objekte statt mit wässeriger Salpetersäurelösung mit einer Mischung von 90 Teilen 90%igem Alkohol und 10 Teilen (25%iger) Salpetersäure vorzunehmen; Auswaschen in 85%igem Alkohol. Wir haben mit diesem raschen Verfahren guten Erfolg gehabt; das Celloidin bleibt dabei in ausgezeichneter Weise schneidbar.

Wir haben mit vollkommen trockenem Messer geschnitten und nur hie und da den Block mit 85%igem Alkohol bepinselt resp. bei Unterbrechung der Arbeit das Schiefer- oder Zinkplättchen mit dem Block wieder in 85%igen Alkohol eingelegt.

Wir haben auch mit einigem Nutzen, zu unserer ersten Orientierung, mit der Lupe die Schnittfläche dickerer, von Hand gerechtfertigter Schnitte des entkalkten Objektes untersucht.

Legt man diese dicken Schnite nach dem Vorschlag von Prof. Strasser in eine wässerige konzentrierte Lösung von Indigkarmin, und nachher in eine wässerige Pikrinsäurelösung, so bleiben der Knochen und dabei allerdings auch noch gewisse dichtere bindegewebige Teile diskret grün gefärbt auf gelbem Grund. Man kann nun die Schnitte mit Ricinusöl bedeckt längere Zeit unverändert aufbewahren und untersuchen.

Wir werden uns nun in unserer Schilderung zunächst wesentlich auf die Entwickelung des hinteren, von der Paukenhöhle

ausgehenden Systems pneumatischer Höhlen beschränken und erst zum Schluss auch das von der Nasenhöhle aus entstehende Höhlensystem in Berücksichtigung ziehen.

1. Embryonalstadien.

Wir beginnen mit Stadien, in denen noch jede Spur von Verknöcherung fehlt, das Primordialcranium aber in seinen wesentlichen Teilen deutlich hyalinknorplig angelegt ist (Fig. 1 und 2). Es handelt sich um Embryonen von ca. 1 cm grösster Länge vom Scheitel bis zur hinteren Umbiegung des Rückens. (Die Schnittrichtung geht annähernd parallel diesem Längsdurchmesser von einer Seite zur anderen.) Der Kopf ist gegen den Rumpf zu gebogen, so dass die beiden seitlichen Rachendivertikel, aus denen die Paukenhöhlen und die Ohrtrompeten hervorgehen, in ihrer ganzen Länge vom Rachen bis zum blinden Ende im gleichen Schnitt getroffen sind (Fig. 1). Sie bilden zusammen anscheinend einen weiten V förmigen Kanal. Das Verbindungsstück ist wohl noch dem Rachen zuzurechnen. Die hinteren Enden der Divertikel haben nach innen von sich den noch nicht ringsherum vom Knorpel umschlossenen Schneckenkanal und sind aussen flankiert vom Quadratknorpel. Das blinde hintere Ende stösst an den schmalen Knorpel des Hyoidbogens, der hier quer steht. Das innere oder proximale Ende des Querstückes setzt sich dorsalwärts aufsteigend in den Bereich des Foramen ovale der Labyrinthkapsel fort (Fig. 2), das äussere oder distale Ende biegt ventralwärts ab und endet verdünnt hinter dem proximalen Ende des Mandibularknorpels, ohne mit letzterem in Verbindung zu treten.

Ein schlitzartiger Ausläufer der Paukenhöhle steigt vom hinteren Ende dorsalwärts auf und biegt sich über den Aussenteil des Querstückes des Hyoidknorpels nach hinten, sich auf diese Weise bis in das ehemalige Gebiet der zweiten Schlund-

spalte erstreckend (Fig. 2 p′). Aus dem Querschnitt des Hyoidknorpels geht später die Columella hervor.

In den Schnitten, welche rachenwärts auf diejenigen folgen, welche die V förmig vereinten Rachendivertikel zeigen, ist sehr bald der Rachen in grösserer Ausdehnung, von den Tubenmündungen bis zu den Choanen zu verfolgen und die Fortsetzung der Hohlräume zwischen den Gaumenfalten hindurch zum Nasenseptum und in die Nasenhöhlen hinein liegt offen da.

Ein folgendes nicht viel älteres Stadium zeigt ähnliche Verhältnisse. Die Tuben münden noch relativ weit getrennt voneinander. Ja es lässt sich eigentlich auch hier noch die Tube von der Paukenhöhle nicht abgrenzen. Das Rachendivertikel ist abgesehen vom hintersten Endzipfel und von kleinen Unregelmässigkeiten noch ziemlich überall gleich weit, und die Stelle zunächst dem Rachen ist eher noch etwas trichterförmig erweitert. Im Bereich des Oberschnabels ist auf diesen Stadien der primitive Gaumen gebildet, die Gaumenfalten (Oberkieferfortsätze) sind noch in ihrer ganzen Länge voneinander getrennt. Die einzige, abgesehen von der Vorhofmuschel bei den Tauben vorkommende Muschel, die sogenannte mittlere Muschel der Vögel, welche aus dem äusseren Nasenfortsatz hervorgeht und der unteren Muschel der Säuger homolog ist, ist deutlich. Von Verknöcherung aber und von Nebenhöhlenbildung ist am Ober schnabel keine Spur zu treffen.

Die Knorpelbildung der Schädelkapsel ist auf diesen frühen Stadien wesentlich auf den Umfang des grossen Hinterhauptloches, die Labyrinthkapseln und das Basalgebiet zwischen den Labyrinthkapseln, zu beiden Seiten der Chorda dorsalis beschränkt. Es erstreckt sich hier der Knorpel bis unmittelbar an die Chorda und mit ihr bis in den breiten queren Gewebssporn unter der Mittelhirnbeuge. Sogenannte Alisphenoidplatten, resp. supra- und prälabyrinthäre Knorpelplatten zur Seite des Grosshirns, sind kaum angedeutet, wohl aber finden sich

in knorpligem Anschluss zwei seitliche Trabekel, die hinter der Hypophyse sich miteinander verbinden, aber neben der Hypophyse getrennt nach vorn weiter laufen. Dazu kommt ferner ein Knorpel im Interorbitalseptum vor dem N. opticus; unter letzterem ziehen die Trabekel nach vorn und schliessen sich dem unteren Rand des Interorbitalknorpels an; an das Septum schliessen sich sodann vorn präorbitale vorknorplige Platten an, deren beginnende hyaline Verknorpelung vom Interorbitalknorpel noch getrennt ist. An diese Teile schliessen sich vorn die Knorpel des mittleren und seitlichen Nasenfortsatzes.

Die Chorda dorsalis erstreckt sich in der Schädelbasis in S förmiger Biegung bis zum hinteren Rand der Hypophyse und endet, wie erwähnt, in dem queren Gewebssporn unter der Mittelhirnbeuge; sie bildet mit den begleitenden Parachordalknorpeln eine Rinne resp. Schale zur Aufnahme der Medulla oblongata und der Brücke. Der Schneckenkanal steigt in der Wand dieser Rinne nach vorn zur Mittellinie ab bis nahe an die Chorda, den Knorpel in flachem Wulst nach der Schädelhöhle zu vortreibend. An den Seitenrand der Schale schliessen sich die übrigen Teile der noch unvollständigen knorpligen Labyrinthkapsel an. Auch der Schneckenkanal ist nach aussen grösstenteils nur membranös geschlossen.

Vor dem Labyrinth, seitlich vom vorderen Rand der knorpligen Schale, welche die Brücke aufnimmt, ausgehend, in der Fortsetzung der Parachordalknorpel, aber etwas abgeknickt davon, setzt sich eine unbedeutende, gefensterte Knorpelplatte unter das Grosshirn (Lobi optici) fort. Vom Innenrand derselben gehen als sagittal gestellte Knorpelhörner die zwei Trabekel ab; dieselben laufen an der Hypophyse vorbei vorwärts abwärts, verbinden sich hinter der Hypophyse durch eine schwache Brücke miteinander und vereinigen sich vor der letzteren zum verdickten unteren Rand des Knorpels des Interorbitalseptum. Seitlich von der Hypophyse sind sie gefenstert. Nur die untere Spange

vermittelt eigentlich die Verbindung mit dem knorpligen Orbitalseptum: die obere Spange läuft nach vorn in eine freie Spitze aus; sie möchte wohl dem von Suschkin als „Supratrabecula" beschriebenen Element entsprechen. Die Trabekel bilden mit ihrer Vereinigung vor und hinter der Hypophyse ein Kästchen.

2. Jüngere Nesttauben.

Paraffineinbettung.

Schon bei den jüngsten von uns untersuchten Nesttauben (eben ausgeschlüpfte Taube: Fig. 3—10) hat bereits die Deckknochenbildung und auch stellenweise der Einbruch von Markknospen in das Gebiet der Primordialknorpel begonnen. Die Parachordalknorpel erstrecken sich im allgemeinen immer noch in der Mittellinie bis eng an die Chorda und schliessen sich im hinteren Teile sogar über ihr zusammen; nur in der Brückenregion ist infolge der Rückbildung und Verschmälerung der Chorda beiderseits eine Lücke zwischen ihr und den Parachordalknorpeln entstanden. Man könnte diese Lücke eventuell als chordale Fontanelle bezeichnen (hintere Fontanelle der Schädelbasis von Suschkin).

Am Ende der Chorda hängen nunmehr die Parachordalknorpel ebenfalls zusammen und dringen als quere Knorpelleiste in den Gewebssporn unter der Mittelhirnbeuge. Die supra- und prälabyrinthären seitlichen Knorpelplatten (Alisphenoidalknorpel?) sind neben und vorn an den Lobi optici und aussen an den Grosshirnhemisphären weiter ausgebreitet. Die Trabekel sind nun stärker nach vorn ventralwärts abgeknickt. Der Zwischenraum zwischen der Ansatzstelle der Trabekel (Trabekelwurzeln) und der subkarotidischen oder infratrabekulären Knorpelbrücke (Processus basipterygoideus) hat sich vergrössert. Letztere bildet nur einen Teil, gleichsam den kräftigen Unterzug einer flächenhaft ausgebreiteten, membranösen, in der Folge zum Teil

verknöcherten Platte, welche sich vom Grund der Knorpelschale unter dem Pons zur unteren Peripherie der Trabekel am Hypophysenkästchen und zum unteren Rand des knorpligen Interorbitalseptums erstreckt, während aus dem tieferen Niveau der unteren Peripherie der Basipterygoidfortsätze eine weiter zur Seite ausgebreitete Faserlage (siehe namentlich Fig. 5 und 6) unter dem seitlichen Rachendivertikel (Paukenhöhle und Tube) durch gegen das Quadrato-Mandibulargelenk, und einwärts davon, der Oberseite der Pterygoidmuskeln entlang, nach dem Gaumen zu und ebenfalls gegen den unteren Rand des Interorbitalseptum hin sich ausspannt. Die medianen Teile dieser Faserlage umschliessen die unpaare Tube und nähern sich vorn der oberen Faserlage (Fig. 7 und 8). Die ventrale Muskulatur des Kopfgelenkes erstreckt sich unten an den Basipterygoidfortsätzen und an der davon ausgehenden unteren Faserlage beiderseits neben der Mittellinie bis zur Vereinigungsstelle beider Tuben, als mächtiger Wulst zwischen den Kieferöffnern und den Pterygoidmuskeln beider Seiten sich einschiebend und nach vorn allmählich sich verjüngend. Die obere Faserlage mit dem Processus basipterygoides bildet den Boden eines zeltartigen Raumes, zu welchem die basilare, von der Chorda durchzogene Knorpelplatte der Schädelbasis die Hinterwand, die Trabekelwurzeln mit dem Hypophysenkästchen und ihrem unter den Sehnerven gelegenen Übergang zum unteren Rand des Interorbitalseptum die Vorderwand bilden. Von der Aussenseite der Trabekelwurzeln und rückwärts davon vom Grund der Knorpelschale, welche die Lobi optici trägt, geht eine mächtige Muskelmasse, nach aussen und vorn absteigend, gegen die Innenseite des Quadratum und die Mandibula (innerer Teil des Temporalis, sogenannte spheno-maxillare Muskelmasse); in sie ist der Processus orbitalis des Quadratum eingeschaltet; sie trennt die Augenhöhle vom Zeltraum und der Tube und weiter aussen von der Paukenhöhle und bildet den hintersten, nach hinten

und innen aufsteigenden Teil des Bodens der Augenhöhle. Die Faserlage an ihrer tiefen Seite (Fig. 6 und 7) hängt aussen mit der unter den Basipterygoidfortsätzen und der Paukenhöhle verlaufenden Faserlage zusammen, aber auch mit dem vorderen Teil der Faserlage am Boden des Zeltraumes, so dass hier jederseits eine Art Falte oder Sporn gebildet wird, welche den Endteil der Tube von einem supratubaren in den Zeltraum eindringenden Divertikel der Paukenhöhle trennt. Während nämlich das seitliche Rachendivertikel anfänglich überall ziemlich gleich weit, die Abknickung der Trabekel gegenüber der chordalen Schädelbasis nur wenig ausgeprägt, der Raum unter derselben fast allein durch die Carotis interna ausgefüllt war, hat sich jetzt dieser letztgenannte Raum zu dem ansehnlichen Zeltraum vergrössert; die unter den Trabekeln zur Hypophyse vordringende Carotis füllt ihn lange nicht aus; dafür aber hat sich nun vom Aussenteil des seitlichen Rachendivertikels her, den wir jetzt Paukenhöhle nennen können, eine Ausbuchtung (vorderes Divertikel der Paukenhöhle Suschkin) in diesen Raum hineingebildet. Die mittlere Scheidewand zwischen den Divertikeln der beiden Seiten ist bereits beim eben ausgeschlüpften Tier (Fig. 7) zum Teil geschwunden. Wir wollen diese „vorderen Divertikel der Paukenhöhlen" und ihre unpaare Fortsetzung als Supratuba bezeichnen. Der dem Rachen benachbarte Teil des seitlichen Rachendivertikels unter der Supratuba stellt die Tuba dar. Die Ausweitung des ganzen Zeltraumes und die Bildung der Supratuba steht in engem Zusammenhang mit dem Ossifikationsprozess. Wir haben bei unseren jüngsten Nesttauben zwar nicht den allerersten Anfang der Bildung des supratubaren Divertikels, aber doch frühe Entwickelungsstadien desselben vor uns. Der gewebsfreie Raum in der Supratuba erstreckt sich hier wesentlich nur bis unter das Hypophysenkästchen resp. bis unter die prähypophyseale Vereinigungsstelle der Trabekel (Fig. 8), obschon die Grenz-

membranen, welche im Niveau der Infratrabeculae und in der Flucht der Vorderaussenwand der Paukenhöhle den Trabekeln und der unteren und seitlichen Peripherie des verdickten Orbitalseptumknorpelrandes zustreben, auch weiter vorn schon von der unteren Peripherie des letzteren abstehen; der nicht kavernisierte Teil des Raumes ist hier aber von einem markartigen Gewebe erfüllt. Es zeigt sich, und zwar ist dies schon bei der in den Fig. 3—10 abgebildeten Serie von der eben ausgeschlüpften Taube angedeutet, — dass die periphere membranöse Begrenzung des Schaltraumes in Ossifikation begriffenes Gewebe ist; solches schliesst sich insbesondere unten eng den Infratrabeculae und den Tuben an und spannt sich zwischen ihnen aus; desgleichen ist die seitliche vordere Begrenzung des Supratubarraumes, die von der Seite der Tuben und der Basalplatte des Zeltraumes an die Seite der Trabekelwurzeln zieht, ein solches ossifizierendes Gewebe. Es handelt sich hier um Deckknochenbildung, um die Anlage des Parasphenoides der Autoren. Dagegen ist die von dem Basilarknorpel (Parachordalia) und der unteren und inneren Seite der Trabekel gebildete Begrenzung des supratubaren Raumes zunächst noch ohne Ossifikation und die Grenzen des primordalen Skeletts sind zunächst noch glatt. Erst in etwas späteren Stadien — wir greifen damit vor — finden wir hier perichondrale Knochenbildung, ferner Markraumbildung, die in das perichondrale Gebiet hineindringt, verbunden mit beschränkter endochondraler Ossifikation, und schliesslich weitgehende Zerstörung des peri- und endochondralen Gebietes unter Erhaltenbleiben und Festigung von nur dünnen Rindenschichten. Eine solche Rindenschicht erhält sich entlang der Schädelhöhle (an der Hypophysengrube, der Sattellehne und dem Clivus als Gehirnlamelle; eine zweite entlang der Orbita, aussen an den Trabekeln im Anschluss an den Deckknochen, als Orbitallamelle. Eine dem Zeltraum zugewendete Rachenlamelle wird fast ausschliesslich vom Deckknochen gebildet; die ur-

sprünglichen Grenzen des Primordialgebietes, insonderheit der Trabekelwurzeln, welches sich teils rückbildet, teils Markräume und endochondrale Knochenbalken bildet, sind in den genannten Wänden bald nicht mehr erkennbar.

Dabei fahren die Wände des Zeltraumes und in seitlichem Anschluss diejenigen des Hauptraumes der Paukenhöhle fort, auseinander zu rücken, während die Lichtung sich zugleich auf Kosten des Primordialskelettes durch Resorption vergrössert und auch die mit Epithel ausgekleidete Höhle sich auf Kosten anfänglich vorhandener Markfüllung ins Primordialgebiet und Deckknochengebiet hinein ausdehnt. Namentlich auffällig ist dieses Vorrücken am unteren, verdickten Rand der Interorbitalknorpelplatte.

Der ossifizierende membranöse untere, in der Fortsetzung des Bodens des Zeltraumes gelegene und der seitliche Beleg heben sich immer weiter nach unten und also auch weiter nach vorne zu vom Knorpel ab; zunächst ist der entstehende Zwischenraum mit Mark gefüllt, das in das appositionell wachsende Deckknochengebiet und zum Teil auch, auf der oberen Seite, in den Knorpelrand eindringt. Bald dringt dann auch der mit Epithel ausgekleidete Raum in das Mark vor. Solches ist an den folgenden Entwickelungsstadien gut zu verfolgen.

Die Anlage der hier in Betracht kommenden Deckknochenverknöcherung entspricht im wesentlichen dem Parasphenoid der Autoren und breitet sich nach vorn und, wie wir sehen werden, auch nach den Seiten allmählich weiter aus. Es muss aber betont werden, dass es sich nicht um eine einfache Platte, sondern um eine durch die Basipterygoidfortsätze, die Tuben und die Supratuba komplizierte räumliche Disposition handelt. Die von Suschkin für den Rüttelfalken angegebene Zweiteilung konnten wir für die Taube nicht bestätigen. Es kann zwar der vordere Teil der Anlage, der vor den Stellen liegt, wo die eben erst miteinander vereinigten Tuben

den Deckknochen entschlüpfen, um in den Rachen einzumünden, als *Rostrum* von dem hinteren, an der Basilarplatte, an den Trabekeln, dem Boden des Zellraumes, an seiner Aussenseite und an den Seiten der Tube und Paukenhöhle gelegenen Teil (als den *Basitemporalia*, in denen auch die Analoga der Tympanica stecken) unterschieden werden. Dabei müssen wir aber ausdrücklich hervorheben, dass die beiden Abschnitte miteinander ein Kontinuum bilden, das nur in der Mittellinie durch die Tube fensterartig durchbrochen wird. Hinter der Tubenmündung bildet das Basitemporale gewissermassen durch Aussackung der unpaaren knöchernen Tube eine Art Vorragung oder Schnabel, welche nach vorn und rachenwärts gerichtet ist. Von demselben löst sich an der oberen Seite gewissermassen die membranöse unpaare Tube als enger, von vorn nach hinten zusammengedrückter Kanal ab.

Von einer *Abgrenzung zwischen Tube und Paukenhöhle* kann eigentlich erst die Rede sein von der Zeit an, wo das vordere Divertikel in den Zeltraum eindringt. Der unter dem Boden des Zeltraums gelegene Anfangsteil des seitlichen Rachendivertikels stellt nun die Tube dar, der nach aussen von ihm gelegene Teil die Paukenhöhle. Während die Supratuba fortfährt sich zu erweitern, greift an der Tube, namentlich da, wo sie das Gebiet des Deckknochens verlässt, mehr und mehr eine auffällige *Verengerung* Platz. Auch die noch von Knochen umgebene paarige Tube und die durch Vereinigung beider Tuben entstehende einfache Knochenröhre, welche Gebilde gegenüber dem übrigen Parasphenoid (die paarige Tube hinten seitlich, die unpaare vorn und unten) etwas heraustreten, sind eine Zeitlang sehr eng, um sich später wieder auszuweiten. Ausserordentlich eng aber ist der dem Knochen entschlüpfte Teil der einfachen Tube, sowohl wo er noch im Bereich der Faser- und Deckknochenzone der Bodenplatte liegt, als auch auf der kurzen Strecke von hier bis zur Einmündung in den Rachen. (Siehe Fig. 9, 14 und 15, 19).

Es liegt beiläufig gesagt die Tubenmündung ungefähr im gleichen Frontalschnittniveau (⊥ zur Kante des Oberschnabels) mit dem vorderen Rand des Hypophysenkästchens, wo die Trabekel sich völlig zusammenschliessen, resp. mit dem Beginn des einheitlichen verdickten Unterrandes des knorpeligen Interorbitalseptum. Sie findet sich versteckt im Grund einer spaltförmigen mittleren Rachentasche, welche von den Wülsten der dorsalen Rachendrüsenmasse seitlich und vorn begrenzt ist, und zwar näher dem hinteren Ende desselben. Später sieht man am Grund dieser Tasche einen Längswulst vorragen und sieht von der eigentlichen Tubenmündung, am auslaufenden hinteren Ende dieses Wulstes, zwei durch ein dünnes Septum getrennte Längsschlitze, in diesen Wulst einschneidend, eine Strecke weit nach vorn ziehen.

Die Einmündung der Tube in den Rachen ist in der Frontalschnittserie der eben ausgeschlüpften Taube deutlich zu verfolgen (Fig. 8 und 10). Fig. 8, 9 und 10 illustrieren zugleich das Verhalten der unpaaren dorsalen Rachentasche und der dorsalen Rachendrüse. Man vergleiche auch die Figuren 15, 16 und 19.

Die genaueren Verhältnisse und gegenseitigen Beziehungen der Tubenmündung und der Rachendrüsen sollen übrigens an dieser Stelle nicht weiter behandelt werden.

Wir haben im vorhergehenden die Entwickelung des Zeltraumes und der Supratuba im Zusammenhang geschildert, ausgehend von den Verhältnissen der eben ausgeschlüpften Taube (Frontalschnittserie, Fig. 3—10) und unter Berücksichtigung auch etwas späterer Stadien. Eine vollkommen klare Darstellung des Sachverhaltes könnte wohl nur mit Hilfe von Modellen gegeben werden. Wir sind leider bis jetzt nicht in der Lage gewesen, solche anzufertigen und abzubilden. Mit einigem Nutzen können die plastischen Abbildungen, welche Suschkin auf der

Tafel II seines Werkes vom Primordialschädel des Rüttelfalken giebt, zu Rate gezogen werden.

Um wenigstens einigermassen das Verhalten der Deckknochen zum Zeltraum und zur Tube zu illustrieren, geben wir in den Figuren 11—15 eine Reihe von Schnittbildern aus einer Schnittserie einer wenige Tage alten Nesttaube. Die Schnittrichtung geht parallel einer Ebene, welche von den Ohröffnungen gegen die Mitte der Augenhöhle aufsteigt, fast quer zum Rand des knorpeligen Interorbitalseptum und stark schräg zu den Randkanten des Oberschnabels steht. Verfolgen wir diese Serie vom Scheitel nach dem Rachen hin, so treffen wir in der Gegend der knorpeligen Sattellehne (Nummer des Schnittes 27) auf den Vorderrand der knorpeligen Parachordalplatte und die seitlich ausgebreiteten Wurzeln der Trabekel. Auf Schnitt 29 sieht man die Trabekel beiderseits neben der Hypophyse nach vorn laufen, von der Platte der Parachordalknorpel aber, welche das Ende des häutigen Schneckenkanals einschliessen, sieht man sie durch einen Einschnitt getrennt, in welchem die Carotis interna schräg gegen die hintere Peripherie der Hypophyse hinzieht. Auf Schnitt 35 (Fig. 11) ist eine prähypophyseale knorpelige Kommissur der Trabekel unter den Sehnerven getroffen, in den folgenden Schnitten der Übergang und Zusammenschluss der Trabekel zum unteren verdickten Rand des knorpeligen Interorbitalseptums. Dabei erscheint in Schnitt 35 die seitliche Wand des knorpeligen Hypophysenkästchens (Fig. 11 H) gefenstert, während in tieferen Schnitten die Seitenwände wieder kontinuierlich und einander stark genähert sind (rostralwärts weichen die Trabekel zunächst wieder etwas auseinander). Im Schnitt 35 (Fig. 11) sieht man nun in dem Einschnitt zwischen der parachordalen (basilaren) Knorpelplatte und den Trabekelwurzeln die Supratuben zur Mittellinie vordringen. Sie liegen hier also ventral von den Carotiden und verlaufen mehr quer. Seitlich hängen sie weit mit der Paukenhöhle zusammen. Zwischen ihnen finden wir

eine mediane Scheidewand, welche im Anschluss an die parachordale Knorpelplatte und an die Carotidenumhüllung mächtiger ist und von der Parachordalplatte bis zu den Trabekelwurzeln Deckknochenverknöcherung zeigt, unten vorn aber zu einer dünnen Membran wird (Fig. 11, 12 und 13).

Im Schnitt 41 (Fig. 12) sind die vom Grund der parachordalen Knorpelschale ausgehenden Knorpelfortsätze (Basipterygoidea) isoliert geschnitten und von einer faserigen, in grosser Ausdehnung verknöcherten Masse umgeben; die folgenden Schnitte zeigen, dass diese Verknöcherung sich unter der Supratuba durch jederseits an ihre Aussenseite fortsetzt. In die faserige Masse dringt als unterer Ausläufer der Paukenhöhle die Tube ein. Links in Fig. 12 ist dieser Zusammenhang deutlich, rechts ist der Tubenkanal an zwei getrennten Stellen getroffen. In Fig. 13 erscheint beiderseits das Tubenlumen vollständig abgetrennt. Die beiden Tuben schieben sich an den Basipterygoidknorpeln ventralwärts vorbei gegen die Mittellinie und erreichen sich in Schnitt 53 (Fig. 14).

Die getrennten Tuben werden zunächst ebenfalls von der Verknöcherung umfasst; weiterhin löst sich die infra- (retro-) tubare Lamelle von dem übrigen Knochen und erstreckt sich isoliert bis zur Vereinigungsstelle (Fig. 14). Jenseits derselben wird dann die unpaare Tube plötzlich eng und in ihrer Wand treten Schleimdrüsen auf (Fig. 15).

Der Rest des Knochens aber läuft als Knochenrinne, welche die Enden der Supratuben umfasst und mit ihren Rändern an den Rand des knorpeligen Interorbitalseptum sich anschliesst, weiter. Fig. 14 und 15 zeigen, wie im Innern des so umspannten Raumes die Räume der Supratubae unregelmässig noch eine Strecke weiterziehen, der Rest aber und die Fortsetzung des Raumes ist von richtigem Markgewebe ausgefüllt.

Die Basipterygoidknorpel erstrecken sich in dem Boden dieses Raumes unter rascher Abnahme der Mächtigkeit (Fig. 13)

Fig. 7.

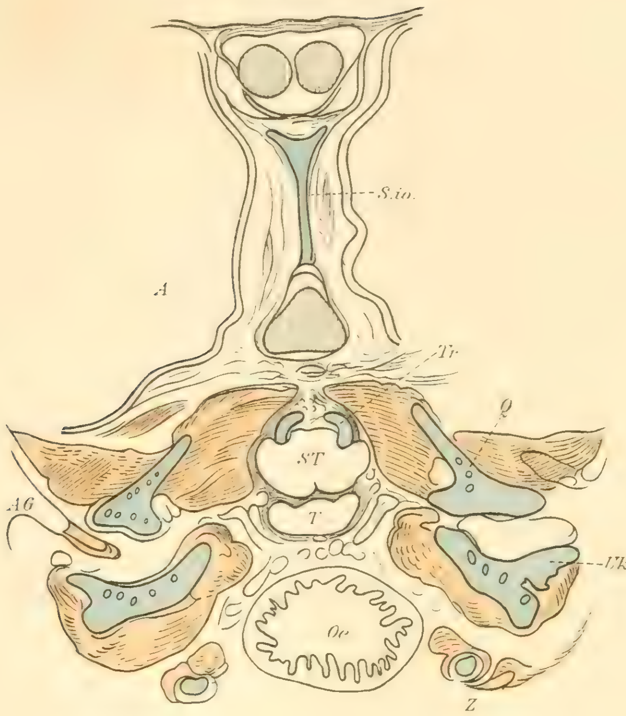


Fig. 8.

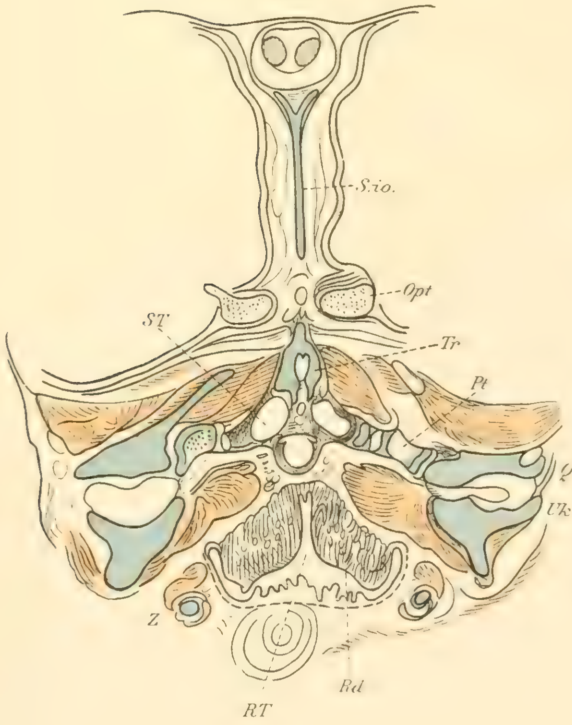


Fig. 9.

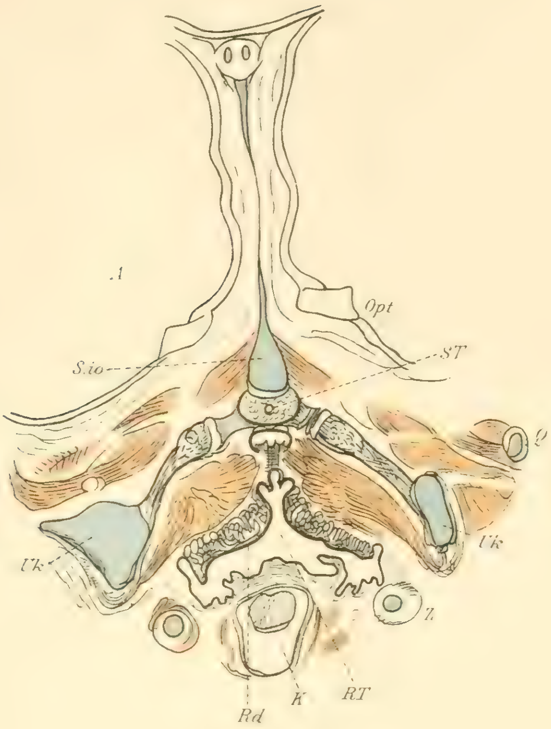
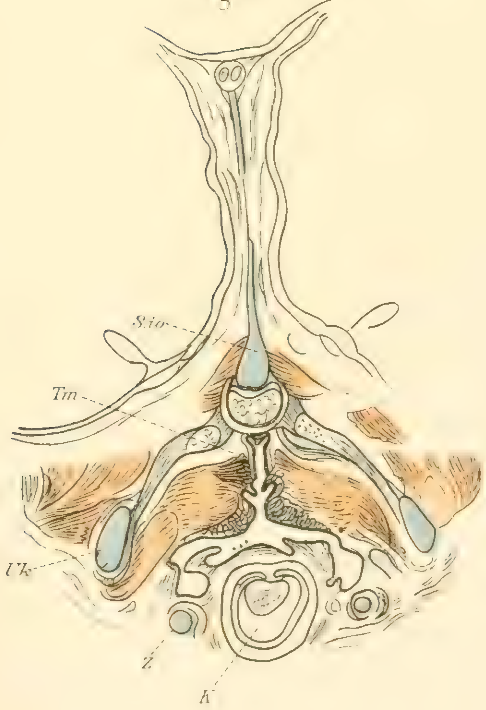


Fig. 10.



Verlag v. J. F. Bergmann, Wiesbaden. Kgl. Univers.-Druckerei v. H. Stürtz, Würzburg.

Fig. 11.

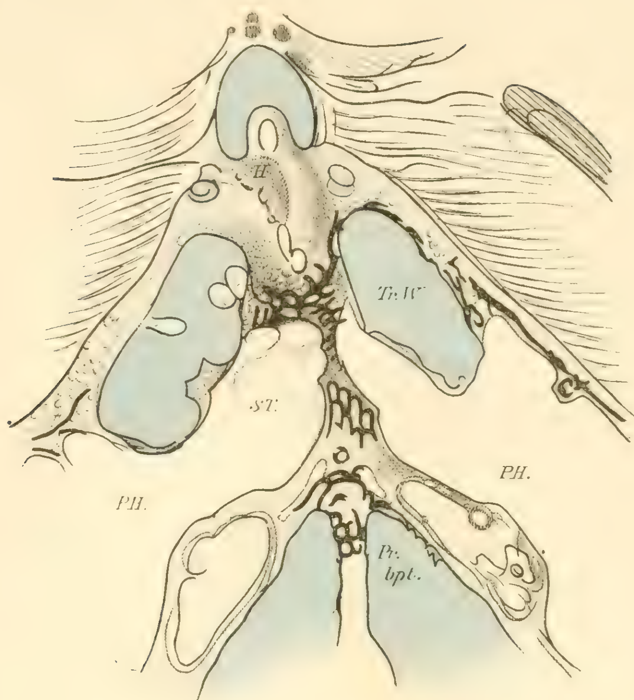


Fig. 12.

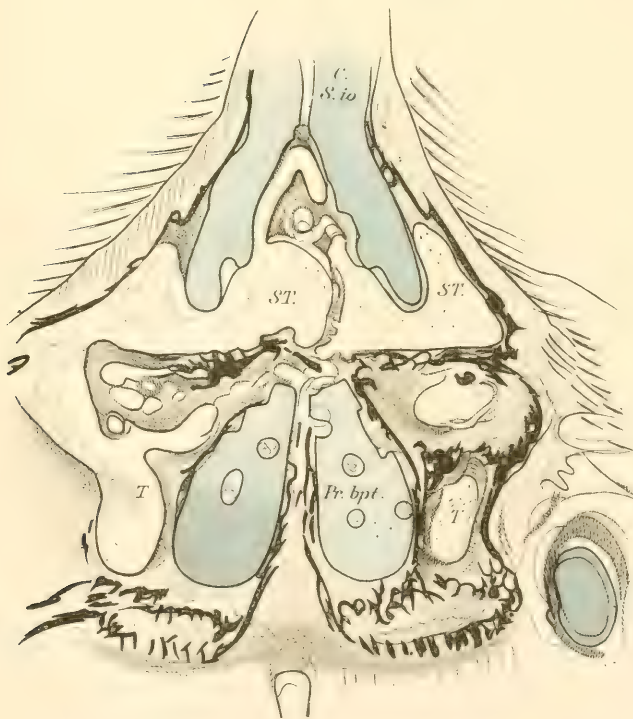


Fig. 13

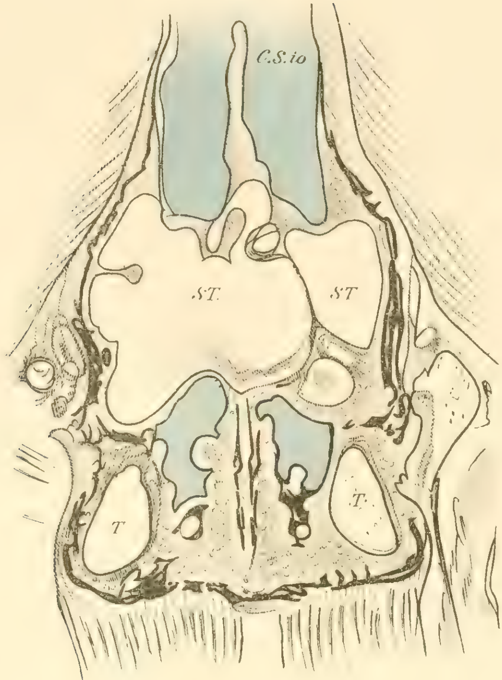
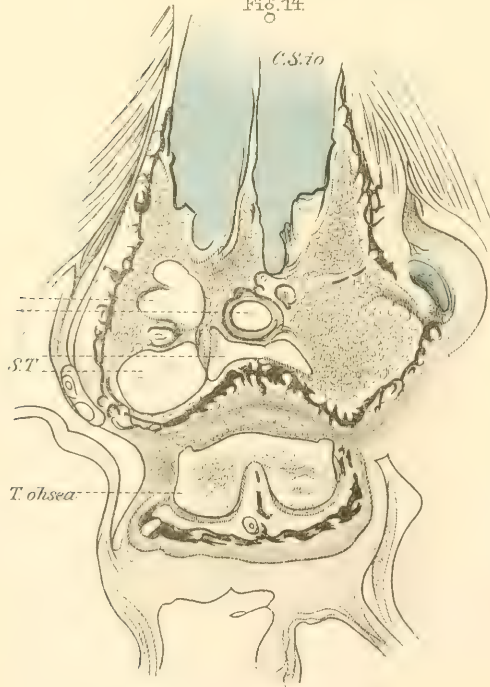


Fig. 14



noch eine Strecke weit nach vorn. In Fig. 14, über der Vereinigungsstelle der Tubengänge sind sie verschwunden.

An der Aussenseite der Knochenrinne aber tritt nun ein Knorpel auf (Fig. 15), mit welchem das mediale Ende des Pterygoides artikuliert. Auf die Füllung der Räume der Paukenhöhle, Supratuba und Tuba werden wir später zu sprechen kommen.

Es ist bereits angedeutet worden, dass sich die Deckknochenverknöcherung von den Infratrabeculae und unteren Rändern der Trabekelwurzeln aus mehr und mehr auch seitlich in der Unterwand und in der vorderen äusseren Wand der Paukenhöhle ausbreitet, wobei sich die knöcherne Begrenzung innen den Trabekelwurzeln, oben und unten der Basilarplatte — oben vielleicht zuletzt auch dem horizontalen Bogengang — anschliesst. So wird auch die Paukenhöhle mehr und mehr knöchern eingedeckt bis gegen den vorderen und unteren Rand des Trommelfelles hin. Dabei wird die Knochenröhre im wesentlichen durch die inneren Teile des Temporalmuskels von der Augenhöhle getrennt. Unter ihnen biegt ihre Aussenwand in die Unterwand um. Kieferwärts aber von dieser Umbiegung, oben am hintersten Rand der Pterygoidmuskulatur, nach vorn unten vom Processus orbitalis des Quadratum und diesem parallel, eingespannt zwischen das mandibulare Gelenkende des Quadratum und das hintere Ende des verdickten Randes des Interorbitalseptum, bildet sich auf bindegewebiger Grundlage die stabförmige Verknöcherung des Pterygoides und zugleich an seinen beiden Enden eine knorpelige Verbindungszone, in welcher bald Gelenkbildung auftritt.

Das Quadratum liegt ganz ausserhalb der starren Eindeckung der Paukenhöhle und Tube und bleibt beweglich gegenüber dem Cranium. Es wird durch Muskeln bewegt und so mag man sich vorstellen, dass in dem Verbindungsstreifen zwischen seinem mandibularen Ende und der orbitalen Scheidewand zwar anfänglich mehr nur eigentümliche Zugbeanspruchung und deshalb

blosse Ossifikation, später aber, wenn die Verknöcherung den Enden der Verbindungsbrücke nahe rückt, nun abwechselnd auch stemmende Wirkung zur Geltung kommt. Die nachträgliche Ausbildung der knorpeligen Verbindungszone und der Gelenke am Pterygoid erscheint danach wohl verständlich.

Noch an einer zweiten Stelle weitet sich die Paukenhöhle in ein ihr ursprünglich fremdes Gebiet hinein, durch Divertikelbildung aus; nämlich an ihrem hinteren Ende, im Bereiche des Foramen ovale und des hier mit der Labyrinthkapsel in Beziehung tretenden Hyoidknorpels. Wir haben die hier stattfindenden Vorgänge nicht so genau verfolgt und müssen uns deshalb auf eine oberflächliche Besprechung derselben beschränken. Aus vorknorpeligen Anlagen, die schon auf früheren embryonalen Stadien hier im Anschluss an die Labyrinthkapsel im oberen und hinteren Rand der sich formierenden Grube des äusseren Gehörganges und hinten in seiner Aussenwand sich ausbreiten, kommt es zur Knorpelbildung. Es entsteht eine von Knorpel umspannte, nach unten aussen vorn offene Nische, welche aussen am Vestibularteil, unten und vorn am Bogengangteil der Labyrinthknorpelmasse gelegen ist. Die Knorpelcoulisse, welche die Nische aussen und unten begrenzt, kann füglich mit der Pars mastoidea des Säugerprimordialcraniums verglichen werden. (Processus occipitalis lateralis der Autoren). Der Hyoidknorpel zieht aus dem Bereiche des Foramen ovale quer durch die Nische und wendet sich nahe am unteren Teil dieses Coulissenrandes vorbei ventralwärts und nach vorn. Die mächtige Öffnungsmuskulatur des Unterkiefers zieht unter und hinter dem Trommelfell und äusseren Gehörgang zu dieser Coulisse und ihrer Aussenseite und hebt sich vom proximalen Ende des Quadratum nach aussen ab.

Schon an den weiter oben beschriebenen Embryonalstadien, wo diese Knorpelcoulisse noch nicht deutlich vorhanden ist, sahen wir einen Fortsatz des seitlichen Rachendivertikels aussen über dem Querstück des Hyoidknorpels dorsalwärts und rückwärts

laufen. Bei den älteren Embryonen aber finden wir dieses Querstück auch von unten her durch den von Epithel ausgekleideten Hohlraum der Paukenhöhle unterminiert und finden die obere und untere Passage hinter dem Knorpel zusammenhängend. Die Gewebsschicht zwischen dem seitlichen Rachendivertikel (Paukenhöhle) und der äusseren Gehörgrube ist zu einer dünnen Lage, dem Trommelfell verschmälert; der einwärts davon gelegene Abschnitt des Hyoidknorpels stellt nun eine Columella dar und ist mit Fussplatte und komplizierten äusseren Nebenfortsätzen versehen. Der Raum aber hinter und über der Columella, in der Umgebung des proximalen Endes des Quadratum, einwärts von dem Kieferöffner und jener Knorpelcoulisse ist zunächst noch zum Teil durch ein sulziges Bindegewebe gefüllt. Der Hohlraum der Paukenhöhle endet an ihm in gerundeten Buchten, welche durch Falten und Septen getrennt sind. Bei der eben ausgeschlüpften Taube greift dann das Lumen der Paukenhöhle bereits rings um das proximale Ende des Quadratum herum (Fig. 3).

Wir glauben nun, dass sich diese hinter dem Quadratum im Bereich jener Knorpelnische gelegene hintere obere Fortsetzung der Paukenhöhle, die wir als „hinteres Divertikel der Paukenhöhle“ mit Suschkin bezeichnen können, zunächst noch auszubreiten vermag auf Kosten des Knorpels, ohne dass Deckknochenbildung eine Rolle spielt. Wir werden auf diese Ausbreitung weiter unten zurückkommen.

Die bisherige Untersuchung zeigt, dass von der Paukenhöhle aus, gleichsam als Ausbuchtungen und Nebenhöhlen derselben, neue, gewebsfreie Höhlen entstehen im Bereiche des knorpeligen und knöchernen Schädelskelettes, und zwar schliesst sich diese Höhlenbildung allem Anschein nach in ganz allmählichem Übergang an die Bildung freier Höhlen und Zwischenräume früherer embryonaler Stufen an.

Noch bevor der Embryo knorpelige Stützorgane entwickelt

hat, kann es ja in ihm, — und zwar gilt dies nicht nur für die Embryonen der Vögel, sondern ganz allgemein — unter Auseinanderweichen der Begrenzungsflächen freier Spalträume, zur Bildung räumlich ausgedehnter Höhlen ohne Gewebsfüllung kommen, *durch expansives Wachstum* der Weichteile, resp. durch das Auseinanderrücken *in sich* gefestigter *Weichteilmassen*. Wenn wir nur die mit Epithel oder Endothel begrenzten inneren Höhlen ins Auge fassen, so haben in embryonaler Zeit, an den im Ei oder Uterus eingeschlossenen Gebilden, alle derartigen Höhlen natürlich eine *Flüssigkeitsfüllung*, und zwar handelt es sich, wenn wir von Blut- und Lymphgefässen absehen, im wesentlichen um zellfreie Flüssigkeiten.

Teile der Cölomhöhle können in solcher Weise eine Zeitlang wirklich in drei Dimensionen offen und ausgedehnt sein; namentich aber gehören hierher die Höhlungen im Gebiete des Kopfdarms, ganz abgesehen von den äusseren freien Räumen zwischen den Einziehungen der Körperoberfläche und den sie überbrückenden umspannenden Eihüllen.

Später festigen sich die Massen, welche die Höhlen des Kopfdarms begrenzen, noch stärker durch Knorpeleinlagerung. Sie kommunizieren nach Schwund der primitiven Rachenhaut mit den äusseren Räumen. In dieser Hinsicht sei hingewiesen auf die zeitweise weit offenen Räume der Rachenhöhle und des seitlichen Rachendivertikels, aus welchem Tube und Paukenhöhle hervorgehen, bei den untersuchten Taubenembryonen. Die Begrenzung der Paukenhöhle (des seitlichen Rachendivertikels) verhält sich hier im wesentlichen wie eine freie äussere Oberfläche und es ist der Hohlraum von der gleichen Flüssigkeit gefüllt, welche auch von aussen den Körper umspült.

Bei unseren Nesttauben finden wir nun gerade dieses Höhlensystem noch etwas weiter ausgedehnt, und zwar zunächst vornehmlich in Räume hinein, deren starre Wände nur vom

Primordialskelett gebildet sind, oder in solche, welche zwischen dem primordialen knorpeligen Skelett und verknöcherten Anlagen liegen. Diese verknöcherten Anlagen sind zunächst sogenannte Deckknochen, resp. Deckknochenanlagen. Sie zeigen, wo sie dem Knorpel eng anliegen, als peri- resp. epichondrale Verknöcherung, wie Vrolik solches seiner Zeit für den Fischschädel gezeigt hat, eine engere Beziehung zum unterliegenden Knorpel an Stellen, wo eine Umspannung desselben möglich ist, an vorspringenden Knorpelecken, an den Rändern von Öffnungen und Kanälen, welche den Knorpel durchbohren, und an der Mitte schlanker Knorpelspangen und Stäbe, wo sie den Knorpel rings umgreifen können.

Das sind offenbar die Stellen, wo zuerst eine eigentümliche mechanische Inanspruchnahme der einhüllenden skelettogenen Schicht Platz greifen kann, welche bei der Ausbildung des Knochens eine der notwendigen Bedingungen ist. Weiter aber sehen wir Knochen auf bindegewebiger Grundlage sich ausbilden in einer bestimmten Zone von Membranen, welche sich über die vorragenden Punkte der knorpeligen Teile der Schädelkapsel und der bloss membranösen Umhüllung des Gehirns hinüberspannen, oder welche an der Aussenseite des primordialen Kranial- und Gesichtsskelettes über vorragende Teile desselben hinübergespannt sind und von zurückliegenden Teilen desselben abstehen; und zwar bildet sich hier die erste Ossifikation wahrscheinlich nicht zuerst in der am meisten und am gleichmässigsten gespannten Zone, sondern unmittelbar oberflächlich davon in einer sog. Abscherungszone. Die Abhebung kann von vornherein bestehen oder erst nachträglich erfolgen, wobei unter Umständen eine oberflächliche Knochenlamelle von einer tiefen, früher gebildeten, welche an der Unterlage zurückbleibt, sich sondert. Die Bezirke, die nun auf diese Weise zwischen den Deckknochen (Deckknochenanlagen) und dem Primordialskelett oder in den Deckknochen selbst eingelagert sind, müssen von mechanischer Be-

einflussung mehr oder weniger befreit und mit Substanz gefüllt sein, welche den Charakter eines weichen Füllungsgewebes annimmt. Nicht immer sind diese Schalträume vollständig rings durch starre Wände geschlossen. Wir haben gesehen, dass bei den Vögeln der Raum unter dem Primordialskelett der Scheitelbeuge von Anfang an seitlich gegen die Paukenhöhle hin einer gefestigten Wand entbehrt.

Nach Suschkins Darstellung würde beim Rüttelfalken das hintere Divertikel der Paukenhöhle als ein Raum zwischen Squamosum und Primordialskelett entstehen und in ähnlicher Weise früh gegen die Paukenhöhle hin blossliegen. Hier soll dann unter Schwund des entlasteten Füllungsgewebes eine Ausbreitung der Paukenhöhle in den Schaltraum hinein Platz greifen (subsquamoser Raum).

Suschkin giebt an, dass in seinem 6. Stadium, noch vor dem Ausschlüpfen die Verknöcherung im Basitemporale beginnt und auch im Bereiche des Recessus tympani anterior (unserer Supratuba) statt hat. Der Schaltraum unter dem Squamosum ist im 6. Stadium noch mit lockerem Bindegewebe gefüllt, die Paukenhöhle umfasst aber schon die Columella; im neunten Stadium, also nach dem Ausschlüpfen, fängt das Bindegewebe im Recessus post. sup. an zu verschwinden; zum Teil verknorpelt die bindegewebige Wand des Divertikels.

Bei der Taube scheinen uns die Verhältnisse etwas anders zu liegen.

Wir finden bei älteren Taubenembryonen, wenn eben erst ein knöchernes Squamosum sich anzulegen beginnt, zwei hintere Divertikel der Paukenhöhle. Das eine geht, rings von Knorpel umgeben, unter der Einlenkungsstelle des Quadratum am Labyrinthknorpel (resp. an einer von diesem zum knorpeligen „Processus mastoideus“ gehenden Knorpelbrücke) zwischen ihr und der weiter unten gelegenen Hauptwurzel des Processus mastoideus nach hinten. Ein zweites Divertikel dringt zwischen

den hinteren oberen Enden des Quadratknorpels und des Trommelfells nach oben ein und setzt sich auch noch an die Innenseite des Squamosum fort. Wir finden den unteren Rand des Squamosum nach aussen vom Quadratknorpel abgehoben, in gleicher Flucht mit dem Trommelfell und diesem zum Ansatz dienend. Er spannt sich von der Aussenseite des oberen Endes des Quadratum zur äussersten Peripherie der Labyrinthkapsel frei hinüber; weiter oben aber schliesst sich das Squamosum in ganzer Breite der Aussenseite der knorpeligen Schädelkapsel an.

Offenbar ist es das erstgenannte, ganz von Knorpel umgebene Divertikel, welches sich später ins Gebiet der Bogengänge weiter entwickelt. Die Vergrösserung geschieht zum grossen Teil durch Schwund des Labyrinthknorpels, wobei lange Zeit als Aussenwand eine Knorpelplatte erhalten bleibt, welche dem Gebiet der als Processus mastoideus bezeichneten Coulisse entstammt resp. in der Fortsetzung derselben liegt. Sie breitet sich aus in der Flucht der inneren Peripherie der Kieferöffner, die sich von dem äusseren Teil des Unterkiefergelenkendes zu den äussersten Punkten des Labyrinthes ausspannen. Nach Massgabe, wie das obere Ende des Quadratum sich verbreitert, die äussere Peripherie des horizontalen Bogenganges von der Begrenzung der Schädelhöhle nach aussen abrückt, namentlich aber die Gelenkteile der Unterkiefer auseinanderrücken, muss auch der Abstand dieser knorpligen Aussenwand des hinteren Divertikels von der vestibularen Wand sich vergrössern. In geringerem Grade rücken die Trommelfelle auseinander und hebt sich die Aussenwand des Divertikels mit dem Squamosum gegenüber dem Quadratum nach aussen ab.

Neben der Knorpelresorption spielt also hier auch eine Art von Diastase oder von expansivem Wachstum eine Rolle.

In den Figuren 16 und 17 (etwas ältere Nesttaube, eine schleimige Füllung der Tube, Paukenhöhle und ihrer Nebenräume ist hier nicht mehr vorhanden) ist die beginnende Ver-

grösserung des hinteren Paukenhöhlendivertikels deutlich zu übersehen. Weiterhin konnten wir bei der Taube mit Bezug auf die Supratuba (vorderes Divertikel der Paukenhöhle) konstatieren, dass es sich um einen Schaltraum handelt, der durch successive Abhebung einer basalen und seitlichen Faserlage aus dem Knickungswinkel zwischen der parachordalen Knorpelschale und den Trabekeln entsteht und sich vergrössert, und sozusagen im Augenblick der Entstehung sogleich durch das Vordringen der Paukenhöhle in Beschlag genommen wird.

Wo Reste einer geweblich organisierten Füllung an den Wänden und in verlorenen Winkeln der beschriebenen Nebenräume der Paukenhöhle nachzuweisen sind, zeigen sie sich ebenso wie die weichen Gewebsreste an den Wänden der Paukenhöhle selbst überall scharf begrenzt und wohl überall mit zartem Epithel bekleidet; in den verlorenen Winkeln sind rundliche Buchten und Gewölbe gebildet, ähnlich wie Frau Blumstein sie an den Grenzen der pneumatischen Räume des Sternum, Coracoides und Humerus im Mark der Spongiosa beschrieben hat.

Nach dem Angeführten schliesst sich also die Bildung der Nebenhöhlen der Paukenhöhle an die Ausbreitung und Ausweitung des seitlichen Rachendivertikels selbst, wie es in embryonaler Zeit vor sich geht, eng an.

Es besteht a priori kein Grund anzunehmen, dass diese Nebenhöhlenbildung nicht auch schon in embryonaler Zeit beginnen und sich ausbilden kann, vorausgesetzt, dass die Bildung der Deckknochen und Schalträume, resp. das Auseinandertreten der begrenzenden Skelettwände früh genug vor sich geht. Bei der Taube konnten wir in dieser Beziehung den Zeitpunkt des ersten Auftretens der Supratuba in embryonaler Zeit nicht feststellen, da uns Taubenembryonen unmittelbar vor dem Ausschlüpfen nicht zu Gebote standen.

Man wird natürlicherweise zunächst geneigt sein, anzunehmen, dass mit dem Ausschlüpfen des Vogels aus dem Ei, wenn nicht schon kurz vorher, sobald der Kopf des Vogels in die Luft eintaucht, die bis jetzt flüssige Füllung der Paukenhöhle verschwindet und vom Rachen und der Tube her durch Luft ersetzt wird. Damit wäre aber noch nicht gesagt, dass die thatsächlich ungefähr zu dieser Zeit beginnende Bildung des vorderen und des hinteren oberen Divertikels der Paukenhöhle erst durch die Luftfüllung der Paukenhöhle ermöglicht wird. — Vielmehr kann man sich vorstellen, dass es für die Ausbreitung der Nebenhöhlen der Paukenhöhle, wenn sie nach der Art pneumatischer Höhlen in das Skelett der Nachbarschaft und die weiche Füllung seiner Schalträume hinein vor sich gehen soll, ziemlich gleichgültig ist, ob sich innerhalb der epithelialen Auskleidung der Paukenhöhle Luft oder eine (doch auch annähernd unter atmosphärischem Druck stehende) Flüssigkeit befindet, vorausgesetzt wenigstens, dass in die sich vergrössernden Räume das notwendige Mehr von flüssiger Füllmasse leicht nachdringen kann. Das Wesentliche für die Ausbreitung muss in beiden Fällen in den Dispositionen des Skelettes zu suchen sein, und in der mechanischen Entlastung und sulzigen Umwandlung einer geweblichen Füllmasse, welche zusammenschrumpfen und schwinden kann, wo sie nicht mehr zwischen starren Wänden eingeschlossen und ausgespannt, sondern von einer freien Flüssigkeit (sei sie nun tropfbarflüssig oder gasförmig) begrenzt und von derselben nur durch ein fast ohne Widerstand biegsames und verschiebliches Epithelhäutchen getrennt ist. —

Eigentümlicherweise nun zeigten sich die Paukenhöhle und damit zusammenhängenden Räume an den Schnittserien der jüngeren, in Paraffin eingebetteten Nesttauben mit einer gallertig aussehenden Füllung versehen, welche stellenweise geschrumpft, von den Wänden retrahiert und mit grösseren, unregelmässigen und unscharf begrenzten Lakunen

versehen, oder auch stellenweise von den Gewebswänden der Höhlen zurückgezogen war. Stellenweise zeigte sie eine freie und undeutlich retikuläre Beschaffenheit, mitunter auch zerstreute rote Blutkörperchen und andere Einschlüsse, die allenfalls als abgestossene Epithelzellen und Epithelfetzen gedeutet werden konnten. Im allgemeinen erschien diese Füllung am dichtesten nach der Tuba und Supratuba hin (siehe die Fig. 11—15).

Wir haben mit Sicherheit feststellen können, dass diese Füllung nicht organisiert ist und sich durchaus innerhalb der inneren Grenzen der Reste organisierter Mark- und Bindegewebsfüllung befindet, in der Paukenhöhle sowohl als in ihren Nebenhöhlen und in der Tuba ossea. Die Grenzen der organisierten Weichteilfüllung waren überall scharf als nach aussen von der Gallerte gelegen erkennbar und stellenweise konnte mit ziemlicher Sicherheit ein ausserordentlich zartes einschichtiges Plattenepithel an dieser Grenze konstatiert werden. Es kann sich also nicht darum handeln, dass etwa beim Vogel, wie dies für den Menschen angenommen wird, die Paukenhöhle nachträglich durch Gewebswucherung des Bindegewebes der Mucosa sich ausfüllt unter Verengerung und Verschluss des vom Epithel umspannten Raumes.

Aus einer Schnittserie des Herrn Privatdozenten Dr. Schönemann, welche uns gütigst zur Einsicht überlassen wurde, sowie an einer Anzahl Schnittserien von Herrn Prof. Strasser konnten wir die betreffende Gewebsfüllung genauer studieren. An einem Präparat vom neugeborenen Menschen zeigte beispielsweise die ausfüllende Gallerte die Struktur einer bindegewebigen embryonalen Sulze; überall waren feine kleine Gefässlein nachweisbar (injiziert). Nach dem Trommelfell hin war das völlig zu engem Spalt zusammengeschlossene Lumen mit dem Epithel deutlich zu finden. Anscheinend findet sich eine derartige Ausfüllung resp. Verengerung der Paukenhöhle durch organisierte subepitheliale Gewebswucherung durchaus nicht in gleich hohem

Grade beim älteren Fötus und beim Neugeborenen ausgebildet, was schon Herrn Dr. Schönemann aufgefallen ist. An zwei Serien vom sechsmonatlichen Fötus (Präparate von Dr. Schönemann) konnten wir konstatieren, dass der vom Epithel umschlossene Raum bis an die Gehörknöchelchen weit offen war; in der Umgebung der letzteren, namentlich in der epitympanalen Etage war dagegen eine Füllung mit organisiertem sulzigen Bindegewebe vorhanden.

Um eine solche Ausfüllung resp. Verdrängung des Raumes der Paukenhöhle durch organisiertes gefässführendes Gewebe der Schleimhaut, wie sie beim Menschen in wechselndem Grade vorkommt, kann es sich demnach bei dem Vogel nicht handeln.

Eine zweite Möglichkeit, welche für die Erklärung des Befundes in Betracht gezogen werden muss, ist folgende. Die Paraffinschnitte wurden mit Kollodium-Ricinusölklebemasse auf Paraffin geklebt. Wäre es nun nicht vielleicht denkbar, dass diese Klebemasse, welche allemal dann, wenn sie etwas zu dick und da, wo sie etwas unregelmässig aufgetragen wird, bei unserer Methode der Nachbehandlung der Serienschnitte auf Papierunterlage stärker gefärbt wird und trotz aller Auswaschung gefärbt bleibt, eine Füllung der Räume vortäuscht? Sie könnte ja beim Aufpressen der Schnitte gerade durch die relativ feste wenn auch entkalkte Knochensubstanz beiseite gepresst werden und sich in der Nachbarschaft in der Paraffinfüllung der pneumatischen Höhlen stärker anhäufen; gerade eine stärkere Vereinigung von Klebemasse und Paraffin würde, wenn nachher das Paraffin und Ricinusöl entfernt wird und das Celloidin erstarrt, keine vollkommen homogene Schicht liefern, sondern eine fein vakuolisierte, welche den Farbstoff besonders innig festhält. Und was die versprengt angelagerten roten Blutkörperchen betrifft, so könnte man ja annehmen, dass sie beim Schneiden aus ihrer Lage gebracht und ebenfalls in die Paraffinfüllung der Höhlen hineingeraten sind.

Gegen die Annahme, dass es sich um ein solches Kunstprodukt handelt, spricht nun aber der Umstand, dass die gallertig aussehende Füllungsmasse nirgends sonst als gerade in der Tuba und Paukenhöhle zu finden ist: nicht in anderen leeren Stellen, Höhlen und Spalten der Schnittfigur, nicht an der Schnittgrenze gegen den Rachen, nicht in den Räumen der Schädelhöhle und auch nicht am äusseren Schnittrand. Ganz besonders auffällig ist, dass die gallertige Masse durch die ganze Paukenhöhle bis zum Trommelfell zu finden ist; dicht daneben aber, im äusseren Gehörgang, der doch in ganz ähnlich ausgiebiger Weise von relativ festen Gewebsmassen (Knorpel) begrenzt ist, vollständig fehlt.

Aus diesem Grund bleibt nichts anderes übrig als anzunehmen, dass es sich um eine wirkliche Füllung der Paukenhöhle etc. mit einer eigentümlichen, nicht organisierten, gallertig aussehenden Substanz handelt, und wegen des gallertigen Charakters dieser Füllung möchten wir annehmen, dass sie schon während des Lebens vorhanden war. Wir sehen uns also für einstweilen genötigt zu glauben, *dass die Paukenhöhle und ihre Nebenräume tatsächlich beim Ausschlüpfen und bei jungen Nesttauben nicht sofort pneumatisiert resp. mit Luft gefüllt werden, sondern einen flüssigen, mehr oder weniger schleim- oder eiweisshaltigen Inhalt besitzen.* Wir müssen diesen Befund in Zusammenhang bringen mit der auffälligen Thatsache, dass beim Ausschlüpfen der Taube die früher ganz weite beiderseitige Kommunikation der Paukenhöhle nicht mehr besteht; *beide Tuben* sind schon da, wo sie in dem verknöchernden Boden der Supratuba verlaufen, *ziemlich eng* und vereinigen sich nun beim Verlassen des Knochens vor ihrer Einmündung in die mediane Rachentasche zu einem ausserordentlich engen, einfachen, dorsoventralwärts komprimierten Kanal mit ganz engem spaltförmigem Lumen. Bei der Lupenbetrachtung der Schnitte

haben wir vergeblich nach der Ausmündung der Tuben gesucht, und erst wenn man mit dem Mikroskop die Schnittserien aufmerksam durchmustert, kommt man über den Verlauf der Tubenenden ins Klare. Zum Abschluss der Tube gegen den Rachen hin scheint auch in der Art eines Ventils die Rachendrüse zu dienen.

Ein Muskelapparat zur Erweiterung des Tubenlumens in dorsoventraler Richtung scheint zu fehlen.

Eine solche Enge der Kommunikationskanäle der Paukenhöhlen mit dem Rachen lässt verständlich erscheinen, dass der flüssige Inhalt der Paukenhöhle zunächst trotz des Ausschlüpfens des Tieres zurückgehalten wird. Dabei ist denkbar, dass Rachenflüssigkeit und schleimiges Sekret der Rachendrüsen, welches sich in der Rachentasche anhäuft, in die Tube und Paukenhöhle hineingelangen kann. Wenn solches aber wegen der ventilartigen Disposition des Ausmündungsteiles der Tube nicht möglich sein sollte, so besitzt doch auch der Endteil der Tube selbst, sobald er die Zone des Deckknochens verlassen hat, zunächst an seiner vorderen Seite, höheres Cylinderepithel und rudimentäre Schleimdrüschen; so dass wenigstens von hier aus Schleimstoffe gegen die Paukenhöhlen vorrücken können. Das auskleidende Epithel der Paukenhöhle liess sich stellenweise als ein niedriges einfaches Plattenepithel erkennen. Es schien uns aber, als ob dasselbe nicht überall gut erhalten sei, und wäre es nicht unmöglich, dass das Epithel sich in der Periode, wo der flüssige Inhalt der Paukenhöhle durch den Tubenverschluss zurückgehalten wird, stellenweise lockert und abstösst, und dass es unter Umständen auch zum Austritt roter Blutkörperchen aus den Gefässen kommen kann.

Jedenfalls ist nicht ausgeschlossen, dass die Paukenhöhlenflüssigkeit sich auch von seiten des umgebenden Gewebes her mit irgend welchen Stoffen bereichert und durch Transsudation in genügender Weise vermehrt wird, um die sich vergrössernden

Räume zu füllen. Wegen ihres Gehaltes an schleimigen oder eiweissartigen Bestandteilen wird es in ihr bei der Fixation und weiteren Behandlung der Präparate zu einer gallertigen Gerinnung kommen müssen. Die Flüssigkeit kann also in den tiefer im Innern gelegenen, schwerer zugänglichen Teilen von vornherein eine etwas konzentriertere Beschaffenheit haben; es ist wohl zu erwarten, dass nach all den Prozeduren, welchen die Präparate und Schnitte unterworfen sind, die Gerinnungsgallerte eine vollkommen homogene und gleichmässige Beschaffenheit nicht beibehalten wird, sondern wechselnde Bilder der Konzentration, Auflockerung, Retraktion und Lückenbildung zeigen muss.

Sollte es sich nun wirklich bestätigen, dass in embryonaler und vielleicht auch noch in postembryonaler Zeit die Bildung von Nebenhöhlen von der Paukenhöhle und auch von der Nasenhöhle aus vor sich gehen kann, obschon diese Höhlen zunächst nicht mit Luft, sondern mit wässeriger Flüssigkeit gefüllt sind, so müsste für diese Höhlenbildung und für die spätere Pneumatisation zusammen eine allgemeinere Bezeichnung Platz greifen, welche über die Art der Füllung der Höhlen nichts präjudiziert. Man könnte vielleicht für die Bildung und Ausbreitung solcher Höhlen das Wort Inkavernation gebrauchen. Die Pneumatisation wäre dann nur ein besonderer Fall der Inkavernation.

3. Spätere Stadien. Ältere Nesttauben. Jüngere und ältere flugfähige Tauben.

(Celloidineinbettung.)

Über das Alter der zur Untersuchung gelangenden Tauben haben wir leider keine sicheren Daten gewinnen können. Auch die Grösse der geschnittenen Köpfe giebt keinen ganz untrüglichen Massstab für das Stadium der Entwickelung. Es kommen

hier individuelle und Rassenunterschiede in Betracht. Letztere spielen auch wohl eine Rolle hinsichtlich der ungleichen Massverhältnisse von Schnabel und Hirnschädel u. s. w. So kann es vorkommen, dass bei der einen Taube im Vergleich zu einer zweiten die hinteren Teile des Kopfes in der Entwickelung zurückstehen, während die vorderen Teile in der Entwickelung etwas vorausgeeilt sind und dergleichen.

In der Serie T C, P. 26 z. B., von welcher zwei Schnitte in den Figuren 16 und 17 abgebildet sind, betrug der Abstand der äussersten Punkte der Unterkiefer in der Gelenkgegend voneinander 20 mm.

Wir fanden hier (Fig. 16 und 17) das Primordialskelett in weitgehender Verknöcherung begriffen; doch waren die Knorpelfugen seitlich vom Basioccipitale noch deutlich (durch ihren vorderen Teil dringt der Schneckenkanal ins Basioccipitale ein), ebenso die Knorpelfuge zwischen der primordialen Verknöcherung der Bogengangknorpel und dem Supraoccipitale, durch welche der vordere vertikale Bogengang in letzteres eindringt. Ein Knorpelrest zeigte sich in der Nähe des hinteren Ansatzes des Trommelfelles in der koulissenartigen Aussenwand der unter den Bogengängen gelegenen Nische (Fig. 17). Im übrigen ist diese Aussenwand verknöchert, sie spannt sich als dünne Lamelle und in erheblichem Abstand von der Ventibulumwand von jenem Knorpelrest aus zur äusseren Peripherie des horizontalen Bogenganges. Sie ist hier kontinuierlich mit der eigentlichen Masse endochondral verknöcherten Primordialgewebes, welche die Bogengänge zusammenhält, und ist selber jedenfalls aus knorpliger Anlage der Hauptsache nach hervorgegangen, wenn auch vielleicht weiter vorn und oben das Squamosum als äusserer, unmittelbar aufliegender Deckknochen hinzukommt. Der hintere Recessus der Paukenhöhle dehnt sich zwischen dieser Wand und dem Vestibulum nach hinten bis zwischen die Bogengänge hinein aus und ist gegen früher erheblich vergrössert, zum Teil offenbar

durch Resorptionsvorgänge an der oberen, hinteren und äusseren Wand. Über die Bogengänge hinaus nach hinten erstreckt sich aber die Höhle auf diesem Stadium nicht. Das Supraoccipitale, von jener Knorpelfuge bis zur hinteren Mittellinie, ist eine einfache Platte mit endochondraler Ossifikation.

Dagegen zeigt sich auf Schnitten, welche annähernd horizontal oberhalb der Bogengänge geführt sind, im Bereich des Squamosum und der Parietalia eine oberflächliche, der Haut folgende Knochenlamelle und eine tiefe Gehirnlamelle, welche von den Zweihügeln (Lobi optici des Mittelhirns) zu den oberen Teilen des Kleinhirns gestreckt hinüberbrückt; beide Lamellen sind zunächst ziemlich weit voneinander abgehoben, nähern sich aber einander nach der hinteren Mittellinie zu und auf höheren Schnitten allmählich auch schon früher, seitlich. Der Zwischenraum zwischen ihnen ist durch eine zarte Spongiosa mit lufthaltigen Zwischenräumen eingenommen. Der Zugang zu diesen Räumen liegt vor den Bogengängen, speziell dem horizontalen Bogengang, hinter der Einlenkungsstelle des Quadratum, welche sich wesentlich auf die Gehirnlamelle an der Hinterseite des Hemisphärenhirns und an der Aussenseite des Lobus opticus stützt. Hier fehlt frühzeitig unter dem Squamosum in der Mitte der Knorpel, während es sich hinten auf den Labyrinthknorpel, unten auf den Mastoidealknorpel, vorn auf den Rand des Alisphenoides stützt und oben dem Gehirn anliegt; naturgemäss rücken die Gehirnlamelle und die äussere Lamelle zuerst unten auseinander und von hier aus greift dann die Sonderung weiter.

In der Mittellinie schliessen sich auf dieser Stufe die beiden Lamellen noch zusammen. Auch nach vorn zu, über dem Hemisphärenhirn, nähern sie sich allmählich einander. Die Luftzellen zwischen beiden ziehen sich schliesslich auf zwei Streifen, am Supraorbitalrand und neben der Mittellinie zurück. Sie erreichen weder hier noch dort den vorderen Pol der Schädelhöhle und die Frontonasalnaht.

Fig. 15.

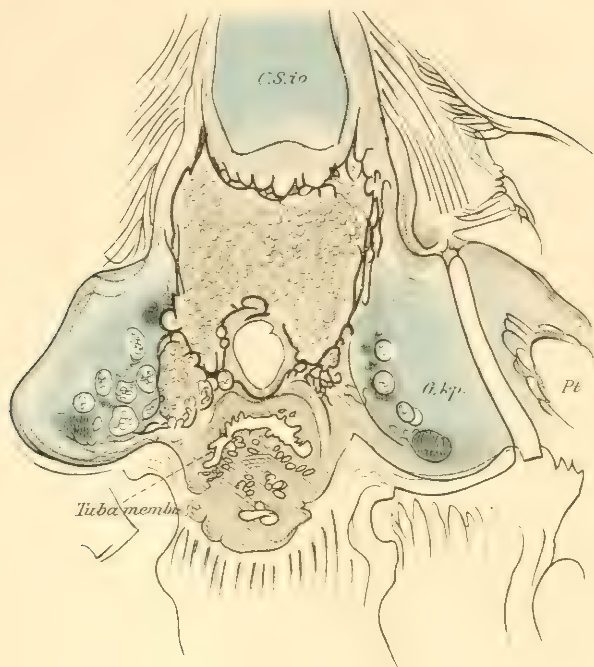


Fig. 16.

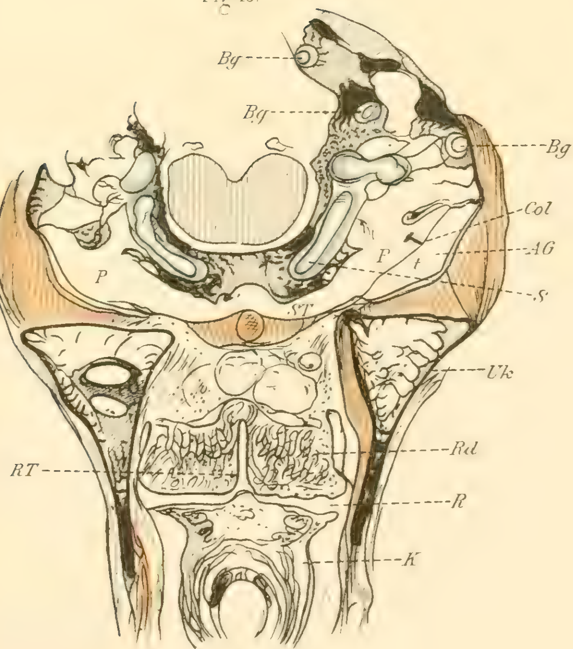


Fig. 17.

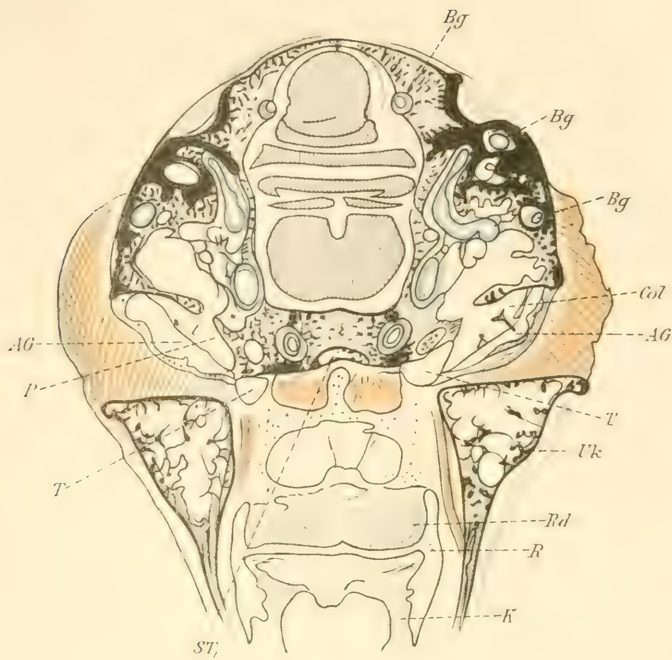
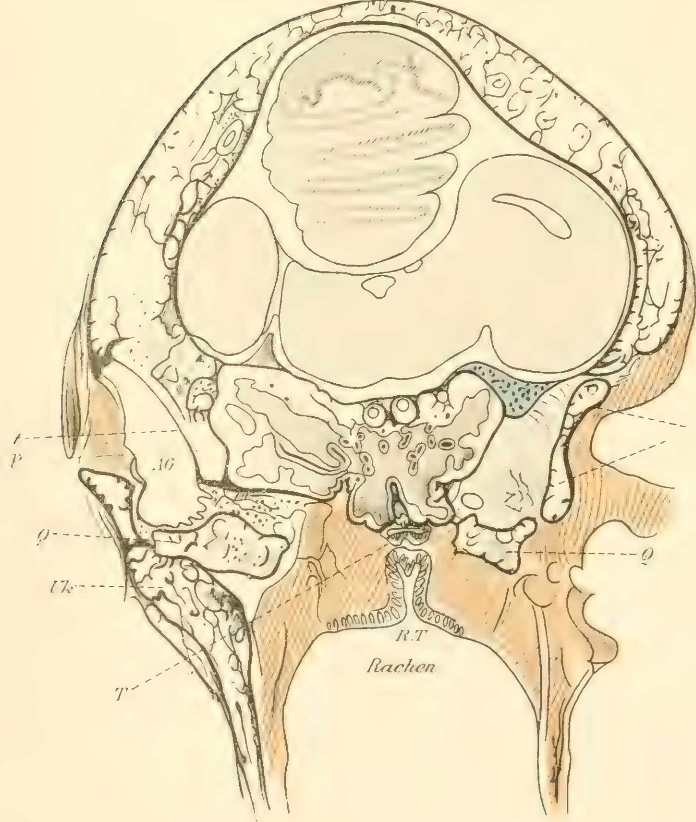


Fig. 18.



Verlag v. J. F. Bergmann, Wiesbaden.
Kgl. Univers.-Druckerei v. H. Stürtz, Würzburg.

Fig. 20



Verlag v. J. F. Bergmann, Wiesbaden

Die basale Wand des Grosshirns ist im wesentlichen noch einfach und dünn.

An und zwischen den Schneckengängen ist das Primordialgebiet der parachondralen Basalplatte endochondral ossifiziert, aber noch ohne Lufträume; die schlitzartige basioccipitale Fontanelle hat sich geschlossen. Nur vorn, im Gebiet der Paukenhöhle und Supratuba ist die oberflächliche (endochondrale?) Grundlamelle von den Räumen des Basitemporale (der Supratuba) her durchbrochen, so dass wichtige pneumatische Räume in das Primordialgebiet vordringen. In den oberen Teilen erstreckt sich der so vergrösserte Raum der Supratuba fast ohne trennende Bezirke bis an die Gehirnlamelle. Diese bildet nun die hintere Wand des supratubaren Zeltraumes.

Auch in der Vorderwand des Zeltraumes ergreift die Verknöcherung, Resorption und Pneumatisation auf dieser Stufe das Primordialgebiet. Wir haben schon weiter oben vorgreifend geschildert, wie sich diese Vorgänge an den Trabekelwurzeln, an den Trabekelabschnitten, welche die Hypophyse zwischen sich fassen und nach unten überragen (der Raum für die Hypophyse wird durch ein membranöses, später verknöcherndes Diaphragma vom unteren Raum, der zur Supratuba geschlagen wird, getrennt) und am verdickten Rand des Orbitalseptumknorpels abspielen.

In der Serie 26 erstreckt sich allerdings die Ossifikation und Pneumatisation am Orbitalseptumrand noch nicht auf das Primordialgebiet. Dagegen finden wir in diesem Stadium die Pneumatisation d e s Q u a d r a t u m und d e s U n t e r k i e f e r s in den ersten Anfängen. Die Kommunikationsstellen sind sehr versteckt und auf Schnittserien nicht leicht zu finden. Wir haben schon oben von der festen Ausspannung des Bodens und der Vorderwand der Paukenhöhle gesprochen und von der allmählich fortschreitenden knöchernen Eindeckung. Jedenfalls bekommt das Trommelfell, welches ähnlich wie beim Menschen mit der Aussen-

fläche nach vorn aussen und unten sieht, einen relativ festen Anhalt auch mit seinem vorderen unteren Rand. Das Quadratum aber mit seinem Processus orbitalis und das Pterygoid bleiben einigermassen beweglich und ebenso der hintere, das Quadratum überragende Fortsatz des Unterkiefers; letzterer liegt im Boden des äusseren Gehörganges, so wie andererseits das Quadratomandibulargelenk und der untere Teil des Quadratum in der Vorderwand desselben, nach aussen von der Paukenhöhle gelegen sind. Das Quadratum schlüpft gegen den Unterkiefer zu allmählich aus der Paukenhöhle nach aussen heraus.

Das Quadratum ist auf dieser Stufe in seinem unteren Teil noch völlig apneumatisch; die Lufträume dringen von oben her im Mark vor. Das Verhalten der pneumatischen Öffnung konnte an einem etwas weiter entwickelten Präparate (T. C. P. 27) genau verfolgt werden (Fig. 18).

Es handelt sich um eine einfache Dehiscenz der Corticalis in der hinteren Rinne des oberen Endes, unmittelbar unterhalb der Stelle, wo die beiden Kondylen und Kondylengelenke sich sondern.

Der Unterkiefer kommt am Quadratomandibulargelenk der Paukenhöhle nahe; sein dieses Gelenk überragender hinterer Fortsatz liegt, wie erwähnt, etwas beweglich, im Boden des äusseren Gehörganges. Vom Boden des äusseren Gehörganges aus tritt ein spaltförmiger Recessus von hinten her in die enge Grube, die hinten am Quadratomandibulargelenk, von den rückwärtsragenden Kondylen seitlich flankiert, zwischen Quadratum und Mandibula eindringt. Aber dieser Recessus hat keine Fortsetzung in das Knocheninnere; dagegen führt, unmittelbar nach innen davon, in der Paukenhöhle vorn am Boden einwärts vom benachbarten Rand des Trommelfells beginnend, ein feiner Gang oder Schlitz zu der dem Recessus zugewendeten äusseren Seite des medialen Condylus mandibulae, und indem dessen Corticalis unmittelbar unterhalb des Gelenkes diskontinuierlich ist, erreicht

hier der Luftkanal die Markfüllung der Unterkieferspongiosa und vermag sich von hier aus im Knochen weiter auszubreiten.

Mehr als die vordere Hälfte der Mandibula, ferner ihre obere Schneide vor dem Gelenk sowie der postartikuläre Teil sind

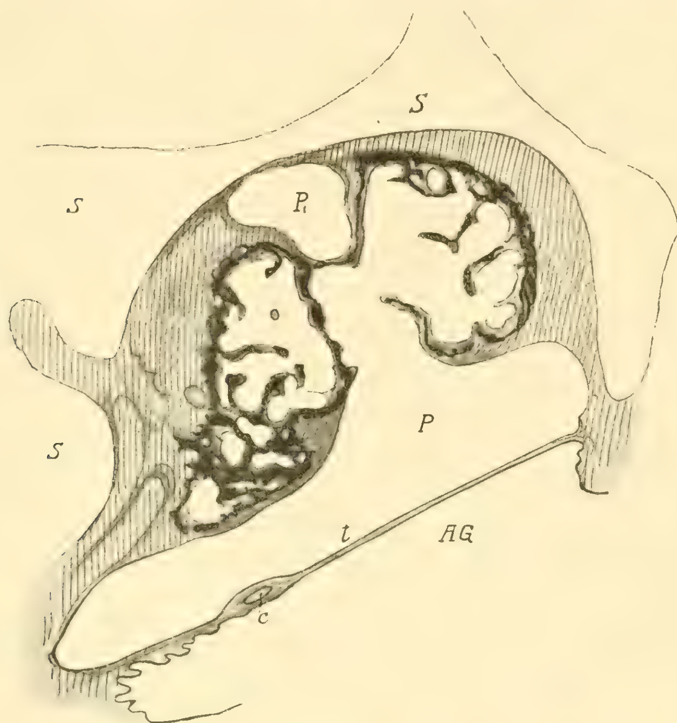


Fig. 18.

Rückwärts absteigender Schrägschnitt durch den Schädel einer Nesttaube. t Trommelfell. c Columella. AG Äusserer Gehörgang. P Paukenhöhle. P_1 Divertikel zwischen Quadratum und Schädelbasis S. Die Figur zeigt das obere Ende des Quadratum quer durchschnitten, seine Lufträume und die Lücke in der Corticalis.

jedoch auf dieser Stufe noch völlig apneumatisch; ebenso ist das ganze Gebiet seiner Deckknochen noch nicht pneumatisiert. Die betreffenden Abschnitte, welche noch keine Lufthöhlen besitzen, zeigen richtiges organisiertes und vaskularisiertes Mark, und es rückt der Luftweg im allgemeinen (über einen abweichenden Befund ist später die Rede) in diesem Mark genau in der-

selben Weise vor — mit gerundeten Endgewölben, angrenzender schwach entwickelter schmaler Faserzone und gallertiger Markumwandlung, die in etwas grössere Tiefe hineinreicht, — wie solches für das Sternum beschrieben worden ist.

Der Zugang von der Paukenhöhle findet sich offenbar an derjenigen Stelle der Mandibula, welche sich bei den Bewegungen des Unterschnabels gegenüber den Wänden der Paukenhöhle relativ wenig verschiebt, zudem offenbar an einer mechanisch wenig in Anspruch genommenen Stelle der Corticalis der Mandibula, an einer Ausladung unmittelbar unter dem Gelenk, in der hinteren Rinne zwischen den Kondylen. Es wäre noch zu fragen, ob nicht die Interkondylenrinne, infolge der stärkeren Entwickelung des Gelenkes zu dieser Zeit, expansiv sich vergrössert und vielleicht bei den Bewegungen des Kiefers vorübergehend sich erweitert und verengt und ob nicht hierdurch ein Eindringen der benachbarten mit Epithel ausgekleideten Räume begünstigt wird. Dass dabei die mit dünnerem und biegsamerem Epithel versehene Paukenhöhlenwand durch engere Spalten und rascher, und schliesslich auch durch Lücken der Corticalis vorzudringen vermag, während die plumpere Wand des äusseren Gehörganges dazu nicht im stande ist, scheint recht begreiflich.

In den Serien T. C. P. 31, 27 und 24 geht die Verknöcherung, die synostotische Vereinheitlichung und die Pneumatisierung der Schädelkapsel weiter. In Serie 31 z. B. erstreckt sich eine äussere Knochentafel nun auch schon an den Bogengängen vorbei, von ihnen deutlich abgehoben, nach hinten bis zur Mittellinie hinter dem Kleinhirn. Das Primordialgebiet ist hier noch erkennbar in Knorpelresten und Resten von endochondral ossifizierter apneumatischer Substanz. Zwischen diesen Resten aber und der äusseren Knochentafel ist eine zierliche pneumatische Spongiosa ausgespannt. Dabei schwingt sich die äussere Tafel in eleganter, gleichmässiger, an den Schnitten halbkreisförmiger Krümmung von einer Ohröffnung zur anderen

herum, eine Strecke weit vom Ohr nach hinten von einer Schicht Kaumuskulatur begleitet. Auch in der hinteren Mittellinie beginnt die anfangs einfache und relativ spät ossifizierte Tafel sich zu spalten. Unzweifelhaft kommt hier wie anderswo der oberflächlichen, von Haut und Muskulatur umspannten und beeinflussten oberflächlichen Knochentafel mehr und mehr eine besondere Selbständigkeit der Beanspruchung und des Wachstums zu, so dass sie sich von den ursprünglichen unterliegenden Stützpunkten (Labyrinth, Gehirn u. s. w.) zu emanzipieren und selbst in der hinteren Mittellinie von der tieferen Gehirnlamelle zu sondern und abzuheben vermag. (S. Fig. 18, Serie T. C. P. 24).

In den Serien 27 und 24 sehen wir dann im Occipitalgebiet von dem ursprünglichen Knorpel, resp. der charakteristischen endochondralen Ossifikationsstruktur des Primordialgebietes kaum mehr eine Spur; die pneumatisierte, kunstvoll aber mehr gleichmässig über grössere Strecken angeordnete Spongiosa erstreckt sich durch die ganze Dicke der Hirnschale bis zu einer ganz dünnen das Gehirn umschliessenden inneren Lamelle und bis zu den dünnen Corticallamellen, welche allein noch die Wand der Bogengänge bilden. Auch in dem posthypophysealen Teil der Basalplatte ist das Primordialgebiet überall bis zu einer ganz dünnen Gehirnlamelle von aussen her in zartes pneumatisches Spongiosagebälk oder in ein Lufthöhlensystem mit spärlichen Balken verwandelt; auch hier sind die eingelagerten oder durchtretenden Organe von besonderen Corticallamellen umgeben (Schneckengang, Gefässe, Nerven). Die knöchernen Tuben sind auf Kosten der Grundplatte des Zeltraumes und der hier früher vorhandenen Infratrabeculae weit ausgedehnt und von der Supratuba aussen zunächst nur durch die Carotiskanäle getrennt. Sie verbinden sich weiterhin zu einem geräumigen gemeinsamen Gang, der sich nach vorn, unter dem Hypophysenkästchen, vom Supratubarraum ganz abtrennt. Aus seiner oberen vorderen Peripherie sondert sich schliesslich bald die einfache membranöse

Tube heraus, im Schnitt als querer Spalt erscheinend. Sobald sie frei wird, wird das Epithel hoch, und treten alsbald dann auch kleine Schleimdrüsen auf. Der Rest des knöchernen Ampullensackes endet bald, zugespitzt, hinter der Tubenmündung. Die Fig. 19 zeigt die isolierte, unpaare enge membranöse Tube unmittelbar hinter ihrer Einmündungsstelle in die mediane Rachentasche.

Zwischen dem Ende der knöchernen Tube und dem Rostrum bildet nun wirklich die in den Rachen mündende Tube eine Unterbrechung, während seitlich das Rostrum immer noch rückwärts mit der Supratuba in kontinuierlicher Verbindung der Wände und der pneumatischen Höhlen steht. Auch hier ist die ursprüngliche oberflächliche Abgrenzung des Primordialgebietes verloren gegangen und hat sich der Zeltraum auf seine Kosten bis zu dünnen inneren Knochengrenzlamellen hin vergrössert.

Die Schädelbasis unter dem Grosshirn ist auf diesem Stadium im ganzen noch immer dünn und nur in beschränktem Umfang bilamellär und pneumatisiert. Im Schädeldach aber schliesst sich nunmehr die pneumatisierte Spongiosa des Gebietes der Parietalia und Squamosa einerseits an die occipitale und perilabyrinthäre Spongiosa an, andererseits erstreckt sie sich, an Mächtigkeit abnehmend, über das Vorderhirn bis gegen die Nasofrontalnaht hin, ohne sie ganz zu erreichen; im Supraorbitalrand und neben der Mittellinie erstrecken sich die Lufthöhlen weiter als in der dazwischen gelegenen Partie und es kommt vor (Serie 27), dass sie neben der Mittellinie auf einer Seite erheblich weiter gehen, als auf der anderen. Dabei können hier auf eine grössere Strecke ziemlich geräumige, nicht pneumatisierte Markbezirke, der spornartig verbreiterten Anheftungsstelle des Interorbitalseptum entsprechend, vorhanden sein.

Am verdickten unteren Rande des primordialen Orbitalseptum läuft auf diesem Stadium als pneumatisierter Teil nicht bloss der Belegknochen des Rostrum mit seinen Lufthöhlen ent-

lang, sondern es ist das Primordialgebiet selbst in grossem Umfang endochondral ossifiziert und wenigstens eine Strecke weit von unten her pneumatisiert.

Die pneumatischen Räume in der vorderen Orbitalwand (Pars plana des Nasenskelettes nach Suschkin) stehen mit den pneumatischen Räumen des Hirnschädels und des Orbitalseptum, die von der Paukenhöhle aus entstanden sind, in keiner Verbindung, sondern kommunizieren mit den pneumatischen Nebenhöhlen der Nase (s. u.).

In den Celloidin-Serien T. C. P. 19 und 24 haben wir eine eigentümliche Füllung der pneumatischen Räume beobachtet, deren Deutung uns grosse Schwierigkeiten bereitet hat. Während das Celloidinhäutchen rings um das Objekt herum, ebenso wie die Celloidinfüllung der inneren Hohlräume der Nase, des Rachens, der Schädelhöhle und auch diejenige in den oberen Räumen des Schädeldaches und im Rostrum nur ganz leicht und gleichmässig gefärbt waren, verstärkte sich die Färbung der Celloidinfüllung der pneumatischen Höhlen ganz allmählich gegen die tiefen Teile der Schädelbasis, nach der Paukenhöhle, Supratuba und Tuba hin (Fig. 17). An der Schädelbasis, in der Labyrinthgegend und Paukenhöhle, war sie am stärksten zunächst der Gehirnlamelle, in der Supratuba an den vom Orbitalraum am meisten entfernten Stellen. Es verstärkte sich an diesen Stellen die dunkle Trübung der Füllung meist plötzlich und ganz auffällig; die Maschenräume der Spongiosa erschienen hier geradezu mit dunklen Klumpen gefüllt. Die Masse zeigte sich unter dem Mikroskop z. T. mit feinen Körnern staubartig durchsetzt oder auch wie fein vakuolisiert, stellenweise mit Einlagerung grösserer, stark gefärbter rundlicher Tröpfchen oder Körner. An einigen Stellen zeigt sich die Masse in verschiedenen Richtungen von feinen Spältchen durchsetzt; zwischen der dunkleren Füllung und der Wand war oft ein hellerer Hof, ein hellerer Hof fand sich manchmal auch um die Körnchen herum; dann wieder zeigten sich hellere Stellen anscheinend mehr in der Mitte von Spongiosaräumen. Überall war die Grenze der organisierten Markreste deutlich nach aussen von dieser Füllung gelegen; allmähliche Übergänge des organisierten Markes in die Füllungsmasse war nirgends nachzuweisen.

Dabei hing das dunkle Aussehen sicher z. T. von der Art der Hämalaunbehandlung ab, die sich an verschieden behandelten Blättern verschieden intensiv zeigte. Die verschieden starke Färbung am gleichen Schnitt musste offenbar auf einer verschiedenen Beschaffenheit der Celloidinfüllung beruhen.

Aus der oben geschilderten Art der Verteilung ging hervor, dass es sich nicht wohl um Kunstprodukte handeln konnte, welche von

Verschiedenheiten der Klebemasse herrührten. Die Trübung des Celloidins schien allem nach an denjenigen Stellen am stärksten zu sein, welche von aussen her am schlechtesten für den Austausch der Durchtränkungsflüssigkeiten zugänglich sind. Ausserhalb der pneumatischen Räume aber war in innern Höhlen, z. B. in der Schädelhöhle oder im äusseren Gehörgang die Färbung des Celloidins nicht stärker als rings um das Objekt herum. Es musste also wohl die Veränderung der Celloidinfüllung irgend wie mit dem Vorhandensein eines Inhaltes der pneumatischen Räume vor und bei der Celloidindurchtränkung zusammenhängen.

Es ist gewiss ausserordentlich schwierig, in abgeschlossenen oder schwer zugänglichen mit Flüssigkeit gefüllten Höhlen, insbesondere, wenn die Wände aus dichter und die Diffusion nur unvollkommen zulassender Substanz bestehen, einen vollkommenen Wechsel der Inhaltsflüssigkeit bei der Behandlung mit einer neuen Durchtränkungsflüssigkeit zu erzielen. Wenn z. B. beim Beginn der Celloidindurchtränkung der Wassergehalt der in den pneumatischen Höhlen enthaltenden Flüssigkeit noch ein beträchtlicher war, so konnte zwar von den besser zugänglichen Stellen aus eine ziemlich vollkommene Durchtränkung statt finden, dabei aber musste aus diesen Teilen Wasser nach den entlegeneren Stellen hin gedrängt und der Prozentgehalt des Inhaltes an Wasser musste hier ein grösserer werden. Schliesslich konnte wohl auch dort eine Art Celloidinfüllung zu stande kommen, aber mit grösserem Wassergehalt in Form von feinen Tröpfchen, die vielleicht noch besonders reich waren an gelösten und später bei Alkohol und Karbolxylolbehandlung ausfüllbaren Stoffen (z. B. Lithion carbonicum u. dgl.). Jedenfalls musste in der fehlerhaft beschaffenen Celloidinfüllung bei der Karbolxylolbehandlung eine vakuolisierte Struktur fixiert werden. Solches vakuolisierte Celloidin aber färbt sich, wie Prof. Strasser in zahlreichen Versuchen festgestellt hat, besonders intensiv und hält trotz allen Auswaschens die Färbung energisch fest.

Es scheint uns am nächsten zu liegen, die oben beschriebenen eigentümlichen Bilder auf diese Weise zu erklären. Es ist dabei nicht nötig anzunehmen, dass die pneumatischen Räume auf dieser vorgerückteren Stufe der Entwicklung, wo auch die Tuben nicht so auffällig eng sind, wie auf früheren Stufen, während des Lebens noch mit Flüssigkeit gefüllt waren. Es genügt die Annahme einer sekundären und künstlichen Füllung der Räume mit wässriger Flüssigkeit bei der Entkalkung und dem darauffolgenden Auswaschen. Leider konnten wir nicht mehr mit Sicherheit feststellen, ob etwa gerade die Köpfe, an welchen jene Bilder zu Tage traten, in irgend einer besonderen Weise behandelt und vielleicht zunächst vor der Celloidindurchtränkung mangelhaft entkalkt gewesen sind. An anderen Serien der gleichen Stufe, z. B. T. C. P. 19, 31 war das Phänomen nicht zu bemerken.

Zum Schluss muss noch ein besonderer Befund besprochen werden, der sich am Unterkiefer der Serie T. C. P. 27 zeigte (Fig. 20).

Die Luft war hier in die Räume der Spongiosa eingedrungen. In den peripheren Markräumen, namentlich auch denjenigen eines oberflächlichen Belegknochens (Supraangulare) fand sich organisiertes Mark mit natürlich injizierten Gefässen; die centraleren Markräume aber enthielten eine annähernd homogen, bis undeutlich feinkörnig oder retikulär (alveolär) strukturierte Masse, ähnlich dem gallertigen Mark, wie es sich sonst in der Nähe von Luftsackendgewölben in der Spongiosa zeigt, aber ohne Gefässnetz und ohne Fasergewölbe. Diese anscheinend nicht organisierte Füllung war nun von unregelmässig buchtigen geräumigen Luftgängen von labyrinthischer Anordnung durchsetzt. Zahlreiche Spongiosamaschen nebeneinander wiesen oft je einen einzigen solchen Luftgang, der immerhin einen erheblichen Teil des Maschenraumes einnahm, und daneben einen grösseren oder kleineren Rest von Füllungsmasse auf. Einzelne Maschen waren auch fast ganz von Luft eingenommen. Die Begrenzung der Luftgänge war nur selten diejenige angeschnittener gerundeter Gewölbe, sondern zeigte sich unregelmässiger, wobei auch etwa die Füllmasse konvex vorspringen konnte. Wohl aber waren die Grenzen überall scharf und glatt und stellenweise, namentlich bei Hoch- oder Schrägansicht der Grenzfläche glaubten wir ein zartes, regelmässiges Pflasterepithel zu erkennen. Eine genaue Untersuchung ergab dann, dass von Stellen mit organisierter vaskularisierter Füllung kontinuierliche Substanzübergänge vorhanden sind zu allmählich immer mehr gallertig und gleichmässig aussehender Füllung. In der Übergangszone zeigten sich grössere Blutkörperhaufen, resp. Stränge, die wie natürlich injizierte Gefässe aussahen, aber mit etwas verwaschenen Grenzen und in der Nachbarschaft zerstreut herumliegenden roten Blutkörperchen. Hie und da fanden sich auch

kleine splitterartige zerflatternde Herde verkleinerter roter Blutkörperchen, die wie Reste eines blutkörperhaltigen Kapillarnetzes aussahen, wie man sie im gallertigen Mark an den Endgewölben der Lufträume im Humerus oder Sternum findet. --

Fassen wir alle diese Einzelheiten zusammen, so kommen wir zu dem Schlusse, dass es sich hier um Reste einer modifizierten Markfüllung handelt.

Es würde also der Unterkiefer des vorliegenden Präparates ausgezeichnet sein durch eine sehr ausgedehnte und weitgehende „gallertige“ Umwandlung der centraleren Teile des Markes und durch ein viel unregelmässigeres Vordringen des Luftraumes als man es sonst zu finden gewohnt ist, ein Vorrücken in einer Mehrzahl von relativ engen und unregelmässigen Gängen, die aber immer noch rundlich und glatt begrenzt sind.

Aus der weiter oben gegebenen Beschreibung des Weges, auf welchem die Luft aus der Paukenhöhle zum Unterkiefer gelangt, wird man den Schluss ziehen dürfen, dass die Herstellung dieses Weges mit einigen Schwierigkeiten verbunden ist und leicht etwas verzögert werden kann. Andererseits ist die Wachstumsgrösse des Unterkiefers wohl von vornherein auf die spätere Pneumatisation hin normiert. Es wäre unter solchen Umständen wohl denkbar, dass die Pneumatisation des Unterkiefers gelegentlich, im Verhältnis zum Fortschritt des expansiven Wachstums des Skelettstückes, zu spät einsetzt und dass infolge davon das Mark in den centraleren Teilen in höherem Masse entlastet und weitergehend gallertig umgewandelt ist als dies gewöhnlich der Fall ist. Es würde sich um eine Veränderung handeln, wie wir sie auch anderwärts an abgeschlossenen, mechanisch entlasteten Bindegewebskörpern vor sich gehend finden. Wir erinnern nur an die perilymphatischen Räume des Gehörorganes.

Der Befund am Unterkiefer von Serie 26 zeigt, dass eine solche weitergehende gallertige Markumwandlung im Unterkiefer

durchaus nicht immer, sondern vielleicht nur ausnahmsweise eintritt. Nach den Angaben von Wildermuth soll auch im Humerus des Huhnes das Mark vor der Pneumatisation einen vollkommen gallertigen Charakter annehmen.

Mit den im vorigen geschilderten Entwickelungsstufen sind nun die interessantesten Phänomene der Pneumatisation, soweit sie von der Paukenhöhle aus Platz greifen, im wesentlichen vollzogen. Ältere Tauben bieten nicht viel Neues mehr, abgesehen davon, dass die Grösse und Ausdehnung des pneumatischen Gebietes noch etwas zunimmt, die Höhlen sich in ihrer Gestalt und Ausdehnung noch etwas verändern, das Spongiosagebälk sich noch umwandelt, einige Markreste und Reste des Primordialskelettes verschwinden usw.

Die Pneumatisation des Unterkiefers setzt sich, der Ossifikation nachfolgend, allmählich bis in die Spitze des Unterschnabels fort und greift auch auf die Deckknochen über. Anfänglich nicht pneumatische einfache Stellen der Gehirnkapsel an der Decke und namentlich an der Basis des Vorderhirnes spalten sich in zwei anfänglich durch markgefüllte Räume, später durch pneumatisierte Spongiosa getrennte Lamellen usw.

Im allgemeinen handelt es sich um relativ langsam weiterschreitende Veränderungen, welche nichts prinzipiell Neues bieten. Wir verzichten deshalb auf eine genauere Besprechung der älteren Stadien, von denen wir ebenfalls eine grössere Anzahl geschnitten haben.

Pneumatische Nebenräume der Nasenhöhle.

Es bleibt uns nun noch die Aufgabe, mit einigen Worten auf die Bildung jenes zweiten Systems pneumatischer Höhlen einzugehen, welches von der Nasenhöhle aus seinen Ausgang nimmt. Eine genaue Darstellung der Entwickelung des Oberschnabels, seines Skelettes und seiner pneumatischen Räume

kann freilich nur auf Grund sehr eingehender und sorgfältiger Untersuchungen gegeben werden. Herr Prof. Strasser behält sich vor, diesen Gegenstand in einer besonderen Studie zu bearbeiten oder bearbeiten zu lassen.

Bekanntlich besitzt der Vogel, abgesehen von der Vorhofsmuschel, die ihm allein eigentümlich ist, nur eine einzige wahre Nasenmuschel (gewöhnlich mittlere Muschel genannt), welche der unteren Muschel der Säuger gleichzusetzen ist. Bei der Taube ist auch diese Muschel höchst einfach gebaut und einigermassen rudimentär. Ihr Ansatz oder ihre Abgangsstelle an der seitlichen Nasenwand liegt vorn nahe dem Nasenrücken; nach hinten entfernt sie sich von diesem allmählich, um dann in der Nähe der Präorbitalplatte und des hinteren Grundes der mittleren, neben dem Septum gelegenen Nasenspalte plötzlich nach unten abzubiegen. Die Anheftung und zugleich auch der Rand der Muschel enden nahe dem unter dem Grund der paraseptalen Nasenspalte nach vorn ragenden Gesimses, welches durch das Zusammenfliessen der seitlichen Nasenwand mit dem hintersten Teil des wulstig verdickten Randes der Nasenscheidewand gebildet wird. Bis zu diesem Gesims (Lamina terminalis) reicht der untere Nasengang — so nennen wir den abwärts von der Muschel gelegenen Teil der Nasenhöhle. Derselbe hängt aber unterhalb des freien Randes der Nasenscheidewand vorbei mit dem der anderen Seite zusammen und kommuniziert zwischen den Gaumenleisten hindurch, durch die langgezogene Choane, mit der Mund- resp. Rachenhöhle. Der obere Nasengang über der Nasenmuschel zieht sich an seinem orbitalen Ende hinter dem abwärts gebogenen Ansatz der oberen Muschel nach unten bis zu jenem Gesims herab. Am untersten Teil der Seitenwand dieses Zipfels befindet sich der Zugang zu den pneumatischen Nebenhöhlen der Nase.

Die nächsten Seitenwände des oberen und unteren Nasenganges sind von aussen her von Nebenhöhlen begrenzt und

stellen mit der Muschel der Auffassung von Prof. Strasser gemäss Teile der seitlichen Nasenwand dar, welche bei der Vergrösserung des Schnabels innen zurückgeblieben sind. Wir sehen diese innen zurückgebliebene Innen- oder Nasenhöhlenlamelle bis zum Rand der Gaumenleiste sich fortsetzen und dort mit der Gaumenlamelle sich verbinden.

Von einander und von dieser inneren (mit der Muschel als innerer Nebenlippe versehenen) Lamelle der seitlichen Nasenwand heben sich nun nach aussen hin ab:

1. der Aussenteil der präorbitalen Skelettplatte;
2. die Gesichtslamelle, welche vom Nasenrücken aus, der Haut folgend die seitliche Abdachung des Oberschnabels bildet und nur teilweise aus Knochen besteht;
3. die Gaumenplatte.

Diese drei Lamellen fassen zusammen mit der Nasenlamelle ein System pneumatischer Nebenhöhlen zwischen sich.

Im Bereiche des Nasenloches vereinigen sich die Gaumenleisten und die sie nach vorn überragenden, jederseits vom äusseren Nasenfortsatze gebildeten Schnabelränder unter sich und mit dem Rand des Nasenseptum, unter Bildung eines mehr oder weniger rudimentären sekundären und eines ausgedehnten primitiven Gaumens. Dabei staut sich der Rand des äusseren Nasenfortsatzes am Anfang der Verbindung mit dem Septum zu einem Schwellenwulst empor. Der Gipfel der Welle schlägt sich noch wulstartig neben dem Septum nach aussen um (Vorhofschwelle und Vorhofmuschel); über beiden wölbt sich das Dach der äusseren Nasenöffnung gewölbeartig nach oben aus; der Raum unter diesem gewölbten Dach ist das Vestibulum.

Der Hauptteil des seitlichen Höhlensystems von der Präorbitalplatte bis nahe an die Vestibulumschwelle hat sich im Bereich des Oberkieferfortsatzes gebildet, der sich von aussen an den äusseren Nasenfortsatz angelegt und auch die Gaumenleisten gebildet hat. Die Fortsetzung des Höhlensystems, welche in

die Vestibularschwelle und in den Boden des Vestibulums eindringt, liegt wie diese im Bereich des äusseren Nasenfortsatzes. Dem Oberkieferfortsatz entspricht das auf bindegewebiger Grundlage entstandene Maxillare. Indem seine Anlage sich frühzeitig in eine Orbital-, Gesichts-, Gaumen- und Nasenhöhlenlamelle sondert, die durchaus nicht im ganzen Umfang verknöchern und von denen die letztere dem Knorpel des äusseren Nasenfortsatzes anliegend bleibt und ihn nach unten überragt, entsteht der erste Nebenschaltraum der Nasenhöhle, der fast im Entstehen von der oben genannten Stelle des oberen Nasenganges aus pneumatisiert wird. Die Orbitallamelle verschmilzt mit der primordialen Präorbital- oder Präfrontalplatte. Als Deckknochen schliessen sich dem Maxillare an: am Nasenrücken das Nasale, aussen auf dem Präorbitalplattenrand das Lacrymale, an der Schnabelspitze das Prämaxillare.

Der Maxillarraum ist anfänglich klein und einfach. Indem er sich durch äussere Apposition an die Wand und innere Resorption erweitert, bleiben nach den Enden und Winkeln hin Scheidewände und Spongiosabalken zurück. Nach oben setzt sich von ihm aus die Pneumatisation vor der Orbitalplatte ins Nasenbein fort und von hier aus, von oben innen her wird auch die Präorbitalplatte pneumatisiert und das Lacrymale. An den Nasalia hebt sich eine oberflächliche Corticallamelle von einer tiefen mit der Zeit erheblich weit ab, und zwischen beiden liegt eine ausserordentlich zierliche pneumatisierte Spongiosa. Aus dem Hauptraum der Maxilla dringt die Luft auch in dem Schaltraum, der unter dem membranösen Boden der Augenhöhle, nach aussen vom Rand des Orbitalseptum, über den Muskeln der Gaumenleiste entsteht, nach hinten fort, unter Bildung von Zellen, die nur teilweise von Skelett begrenzt sind. (Orbitalzellen, s. Nitzsch.) Ein Übergreifen der Pneumatisation ins Primordialgebiet findet namentlich statt bei der Aushöhlung der Präorbitalplatte und

beim Vordringen der Lufthöhlen aus dem Maxillarraum in die Vestibularschwelle und den Boden des Vestibulum. Aber auch in die Nasenmuschel hinein setzt sich schliesslich die Pneumatisation fort und von den Lufträumen des Nasale aus kann zuletzt auch das Primordialgebiet des Nasendaches und der Nasenscheidewand angegriffen werden.

Die Frontonasalnaht aber setzt der Ausbreitung der Lufthöhlen an den Nasalia nach dem Gehirnschädel hin eine Schranke.

Über die Pneumatisation des Palatinum und des Vomer haben wir keine Beobachtungen gemacht.

Diese kurze Übersicht über die Disposition und Entwickelung der pneumatischen Höhlen des Oberschnabels möge genügen. Man wird nicht irregehen mit der Annahme, dass bei der Bildung dieser Räume ähnliche Vorgänge der Sonderung anfänglich einheitlicher Skelettanlagen und der Substitution von Belegknochen für die unterliegenden primordialen Skelettteile und ähnliche Erscheinungen des expansiven Wachstums eine Rolle spielen, wie wir sie im hinteren Pneumatisationsgebiet gefunden haben.

Immerhin wird es nicht überflüssig sein, diese Vorgänge in einer genaueren und gründlicheren Untersuchung, als sie uns möglich war, eingehend zu verfolgen. Wir möchten nur noch einen Punkt hervorheben:

Bei unseren jüngsten Nesttauben schon haben wir den maxillaren Raum als eine fast einfache und peripher nur wenig abgekammerte Höhle getroffen; vorn erreichte er den primitiven Gaumen noch nicht. Es ist wahrscheinlich, dass eine Divertikelbildung von der Nasenhöhle aus in diesen Raum hinein stattfindet sozusagen im Augenblick, wo seine Wände auseinandertreten.

Weder an den Paraffinserien, noch an den Serien von Celloidinobjekten war irgendwo in dem ganzen vorderen Pneumatisationsgebiet eine besondere, auffällige Füllung der Neben-

höhlen anzutreffen; ebensowenig wie solches im hinteren Gebiet in den oberen Teilen des Schädelgewölbes und im Rostrum der Fall war.

Überblicken wir zum Schlusse noch einmal die Erscheinungen der Markverdrängung in beiden Pneumatisationsgebieten.

Die Lufträume oder Inkavernationsräume dringen im allgemeinen gegen das Knochenmark resp. in die weiche Füllung der Schalträume mit gerundeten Endbuchten vor, welche je nach Umständen enger oder weiter sind. Im ganzen Pneumatisationsgebiet zeigte sich im allgemeinen das Mark bis in die unmittelbare Nähe der Lufträume deutlich organisiert und vaskularisiert. Wo es sich um grössere Markbezirke handelte, wie etwa im Rostrum und Schädeldach, konnte in der Nähe der gerundeten Endbuchten der Lufträume jene gleiche feinfasrig gallertige oder gallertige Umwandlung, mit Rückbildung der Kapillaren beobachtet werden, wie sie beim Sternum genau beschrieben worden ist. Es reichte auch hier das homogenisierte Mark den Knochenwänden entlang weiter als in den axialen Teilen der Markräume. Mitunter war dann auch eine Andeutung einer feinen Gewölbefaserung nachweisbar. — Ein auffälliger besonderer Befund zeigte sich nur beim Unterkiefer von Serie T. C. P. 27, wo das Mark der centralen Markräume im Augenblick der Pneumatisation in grösserer Ausdehnung und höherem Grade homogenisiert war, und wo der Luftraum nicht mit grossen Endgewölben gegen das Mark vorrückte, sondern in etwas engeren und unregelmässigeren Gängen die gallertige Substanz kanalisierte. Die Grenze des Markes gegen die Lufträume resp. Inkavernationsräume zeigte sich auch hier überall scharf konturiert, offenbar mit zartestem Epithel versehen. Eine Gewölbefaserung war hier nicht nachweisbar.

Man kann also wohl behaupten, dass im Schädel die Vorgänge bei der Pneumatisation oder allgemeiner gesagt bei der Inkavernation des Knochenmarkes und ähnlicher anderer organisierter Füllungsmassen von starrwandigen Räumen nach ähnlichem Prinzip vor sich geht, wie bei den Knochen des Rumpfes und der Extremitäten. Die Höhlenvergrösserung erfolgt durch Ausweitung der dünnen Höhlenwände und durch Schrumpfung und Schwund der blossgelegten Weichteilfüllung.

Es beginnt aber dieser Prozess im Schädel sicher schon zu einer Zeit, wo die vordringenden Höhlen noch mit Flüssigkeit gefüllt sind. Nicht ebenso sicher, aber doch einigermassen wahrscheinlich ist es, dass in der ersten Zeit nach dem Ausschlüpfen, wo der Inkavernationsprozess grosse Fortschritte macht, die Paukenhöhle mit ihren Nebenräumen zunächst noch mit Flüssigkeit gefüllt bleibt.

Wenn sich dies bestätigt, so steht die Bildung der luftgefüllten pneumatischen Höhlen in keinem scharfen und prinzipiellen Gegensatz zu dem Ausbreitungsvorgang von einseitig offenen Höhlen mit flüssigem Inhalt, wenn nur in beiden Fällen die Höhlen mit einem relativ dünnen und nachgiebigen, nicht wesentlich gestaltend wirkenden Epithel ausgekleidet sind. Man kommt dann zu einem verallgemeinerten Begriff der Höhlenbildung, für den vielleicht das von uns verwendete Wort Inkavernation Berechtigung haben dürfte.

In diesem Sinn aufgefasst, reicht der Prozess der Höhlenbildung, der schlieselich als Pneumatisation weiter geht, bis in die embryonale Zeit zurück, und beginnt mit der Bildung des seitlichen Rachendivertikels und mit der Modellierung der embryonalen Nasenwand.

Einen besonderen Impuls erfährt dann allerdings der Inkavernations- resp. Pneumatisationsvorgang mit dem Auftreten und dem Zusammenschluss der Deckknochen und mit der damit in Zusammenhang stehenden Schaltraumbildung und

Entlastung und Rückbildung des Primordialskelettes. Die auffällig frühzeitig beginnende und weitgehende Inkavernation und Pneumatisation des Vogelkopfes möchte nicht zum wenigsten ihren Grund haben in der frühzeitigen Verschmelzung der Knochen und namentlich der Deckknochen des Vogelschädels, durch welche selbständig wachsende und in sich selbst gefestigte Skelettglieder gebildet werden, die sich voneinander und von den ursprünglich stützenden Unterlagen zu emanzipieren vermögen. — Andererseits ist vielleicht das expansive Auseinandertreten der architektonischen Glieder des Skelettes auch seinerseits wenn nicht direkt, so doch indirekt begünstigt und dadurch erst vorteilhaft gemacht durch die Leichtigkeit, mit welcher der Inkavernationsprozess fast überall mit ihm Schritt zu halten vermag.

In dieser Hinsicht möchten neben einer zweckmässigen zeitlichen Regulation der Wachstumsprozesse gewisse gewebliche Eigentümlichkeiten des Vogels von Bedeutung sein, welche nicht bloss beim Schädel, sondern auch bei der Pneumatisation des Rumpfes und der Extremitäten eine Rolle spielen: die ausserordentliche Zartheit des Epithels, das die Höhlen, welche beim Inkavernationsprozess entstehen, auszukleiden hat, und eine gewisse Sparsamkeit in der mesenchymatösen und bindegewebigen Produktion.

Zum Schlusse möchte ich meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. H. Strasser, für seine weitgehende Mithilfe bei der vorliegenden Arbeit meinen herzlichsten Dank aussprechen.

Litteratur-Verzeichnis.

1. Strasser, H., Über die Luftsäcke der Vögel (I.-D. Bern 1875). Morphologisches Jahrbuch. III. Bd. 1877.
2. — Sur le développement des cavités nasales et du squelette du nez. (Vortrag, gehalten in der Jahresversammlung der Schweizer. Naturforscher-Gesellschaft in Zofingen 1901.) Archives des sciences physiques et naturelles. 106. année. Genève 1901.
3. — Über den Flug der Vögel. (Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft. Bd. XIX. N. F. XII. Jena, Gust. Fischer. 1885. Seite 238 u. f.)
4. Frau Bela Blumstein-Judina, Die Pneumatisation des Markes der Vogelknochen. Anat. Hefte. XXIX. Bd. 87. 1905.
5. Suschkin, P. P., Beiträge zur Morphologie des Vogelskelettes I. Schädel von Tinnunculus. Nouveaux mémoires de la société impériale des Naturalistes de Moscou. Tome XVI formant le Tome XXI de la collection Moscou. Livraison 2. Avec 9 planches. 1899.
6. Nitzsch, Christian Ludwig, Osteograph. Beiträge zur Naturgeschichte der Vögel. Leipzig bei Carl Heinrich Reclam. 1811.
7. — Commentatio de respiratione animalium Vitebergae. 1808.
8. Bronns, Dr. H. G., Klassen und Ordnungen des Tierreiches. VI. Bd. IV. Abtlg. Vögel.
9. Schaffer, Joseph, Versuche mit Entkalkungsflüssigkeiten. Zeitschr. f. wissenschaftliche Mikroskopie und für mikroskopische Technik. Bd. XIX. 1902. S. 441—463.
10. Strasser, H., Die Nachbehandlung der Serienschnitte auf Papierunterlagen. Zeitschr. f. wissenschaftl. Mikroskopie u. f. mikrosk. Technik. Bd. XIX. 1902. S. 337—345.
11. Vrolik, J. A., Studien über die Verknöcherung und die Knochen des Schädels der Teleostier. Niederl. Arch. f. Zool. Bd. I.

Tafel-Erklärung.

Tafel 1, Figuren 1 und 2.

Zwei Schnitte durch den Kopf eines Taubenembryo (Serie T. P. G. o). Knorpel blau. Die Schnittrichtung steigt schräg nach vorn auf und trifft die seitlichen Rachendivertikel in ihrer ganzen Länge (Fig. 1). Fig. 2 entspricht einem dem Rumpf näher gelegenen Schnitt der Serie. Ch Chorda, I. S. Knorpel der Interorbitalscheidewand, Sn. knorpelige Nasenscheidewand, R. Rachen, t. Tube, p. Paukenhöhle, p^1. supracolumellares Divertikel der Paukenhöhle, h. Hyoidknorpel (Columella), Q. Quadratknorpel, M. Mandibularknorpel, c. Carotis interna, S. Schneckenkanal.

Tafel 2—5, Figuren 3—10.

Frontalschnittserie (Schnittrichtung senkrecht zum Mittelteil der Unterkanten des Oberschnabels) durch den Schädel einer eben ausgeschlüpften Taube. Die Serie beginnt hinten, Knorpel blau. Muskeln im Ton. Erste Spuren der Verknöcherung nur unvollkommen, schwarz, markiert (Figuren 9 und 10). A. Auge, A. G. äusserer Gehörgang, t Trommelfell, P Paukenhöhle, $P_{\cdot 1}$ (Fig. 3) Gang, welcher das obere Ende des Quadratum umgreift, S. T. Supratuba (vorderstes Ende in Fig. 9), T. Tube, Tm. Tubenmündung in Fig. 10, R. T. mediane dorsale Rachentasche, Rd. Rachendrüse, K. Kehlkopf, Oe. Ösophagus, Z. Zungenbeinknorpel, von Muskeln eingescheidet. Uk. Unterkiefer, Q. Quadratum (Verbindung mit der Schädelbasis in Fig. 3), Tr. Trabekel, Pb. Processus basipterygoideus, S. io. Septum interorbitale cartilagineum, Pt. Pterygoid, Ca. Carotis (Fig. 5), C. Columella (Fig. 3 und 4). In Klammern sind die Schnittnummern (fortlaufende Numerierung) beigefügt.

Tafel 6—8, Figuren 11—15.

Serie schräg vorwärts aufsteigender Schnitte durch den Kopf einer jungen Nesttaube. Gegend der Tuba und Supratuba, Knorpel blau, Knochen schwarz.

C. S. io. Cartilago septi interorbitalis, Pr. bpt. Processus basipterygoideus, T. Tuba, S. T. Supratuba, Gkp. Gelenkknorpel für das Pterygoid, Pt. Pterygoid, H. Diaphragma des Hypophysenkästchens unter der Hypophyse, Tr. W. Trabekelwurzel. Die Serie beginnt oben und schreitet gegen den Rachen vor.

Tafel 8 und 9, Figuren 16 und 17.

Zwei ungefähr horizontale, ganz wenig nach vorn absteigende Schnitte einer etwas älteren Nesttaube. Die Serie beginnt oben. In der Schädelkapsel ist die Ossifikation des Primordialgebietes in vollem Gang; grössere Knorpelreste (schwarz) sind noch in der Gegend der Bogengänge und des Schneckenkanales erhalten. In Fig. 16 ist die Supratuba (S. T.) deutlich zu sehen; in Figur 17 nur das hintere blinde Enddivertikel derselben (S. T.). In Fig. 17 ist die unpaare häutige Tube getroffen. Knochen und Knorpel schwarz, Muskeln im Ton; Labyrinthwand eine punktierte Linie. t. Trommelfell, A. G. äusserer Gehörgang, P. Paukenhöhle, T. Tube, S. T. Supratuba, Col. Columella. Das hintere Divertikel der Paukenhöhle ist in beiden Figuren zu sehen. R. T. Rachentasche, Rd. Rachendrüse, R. Rachen, K. Kehlkopf, Uk. Unterkiefer, S. Schneckenkanal, Bg. Bogengang.

Tafel 9, Figur 18.

Horizontalschnitt durch den Kopf einer älteren Nesttaube (Celloidinserie T. C. P. 24). Eigentümliche, nicht organisierte Füllung der pneumatischen Höhlen namentlich gegen die Supratuba und Tube hin. Tube nah ihrer Mündung getroffen. Übersichtsbild. Knorpel punktiert, Knochen und enge endochondrale Balken schwarz. Muskeln im Ton. t. Trommelfell, P. Paukenhöhle, A. G. äusserer Gehörgang, Uk. Unterkiefer, Q. Quadratum, t. enge membranöse Tube, R. T. Rachentasche.

(Figur 19. Im Text. Oberes Ende des Quadratum mit Porus pneumaticus.)

Tafel 10, Figur 20.

Schnitt durch das hintere Ende des Unterkiefers einer Taube (Celloidinserie T. C. P. 27). Beginnende Pneumatisation. Auffällige Homogenisation des Markes. Hellrot: Herde roter Blutkörperchen mit diffuser Ausstreuung und natürlich injizierte Gefässe. Knochensubstanz schwarz.

Aus dem anatomischen Institut zu Heidelberg.

BEITRÄGE

ZUR

HISTOLOGIE, MIKROSKOPISCHEN ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE DES UROGENITALKANALS DES MANNES UND SEINER DRÜSEN.

I. ABSCHNITT.

DIE SCHLEIMHAUT DER PARS CAVERNOSA DES UROGENITALKANALS.

VON

DR. ALEXANDER LICHTENBERG,
HEIDELBERG.

Mit 4 Abbildungen im Texte und 13 Figuren auf den Tafeln 11/14.

Die Ergebnisse dieser Arbeiten wurden der königl. ungarischen Akademie der Wissenschaften in der Sitzung vom 20. Juni 1905 in kurzem Auszug vorgelegt.

Einleitung.

Die vorliegende Abhandlung, welche sich mit dem Urogenitalkanal des Mannes und den Drüsen desselben beschäftigt, geht aus von den histologischen Verhältnissen des Epithels der Harnröhre, behandelt darauf die von diesem Epithel gebildeten kleineren und grösseren Drüsen sowie die Faltungen des Epithels und sollte in dieser Weise von den einzelnen Bausteinen beginnend, allmählich das Ganze der Schleimhaut und des Penis des Menschen überhaupt darstellen. Infolgedessen zerfällt die Abhandlung in folgende Abschnitte:

I. Die Schleimhaut der Harnröhre,

II. die accessorischen Drüsen,

III. der kavernöse Apparat.

Der III. Abschnitt ist jedoch nur als Anhang den beiden ersten angeschlossen, da es mir meine Zeit gegenwärtig nicht erlaubt, denselben in der Ausführlichkeit zu bearbeiten wie die beiden übrigen. Ich behalte mir vor, später auf dieses Thema zurückzukommen.

Äussere Gründe verzögerten auch die Publikation, obgleich die Arbeiten, welche in den Jahren 1903 und 1904 im Anatomischen Institut zu Heidelberg ausgeführt wurden, bereits im September 1904 abgeschlossen waren. Infolgedessen ist auch auf die seitdem erschienene Litteratur im Text keine Rück-

sicht genommen. Ich werde jedoch die Titel der betreffenden Arbeiten in einem Anhang zum Litteraturverzeichnis erwähnen. Die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchungen wurden der medizinischen Sektion des naturwissenschaftlich-medizinischen Vereins in Heidelberg am 17. Januar 1905 (München. Med. Wochenschr. Nr. 14, 1905) und der Gesamtsitzung am 3. Mai 1905 vorgelegt, bei welcher Gelegenheit auch die Modelle erläutert wurden. Eines derselben (Taf. 11/12, Fig. 1—3) wurde übrigens bereits der Anatomischen Gesellschaft auf ihrer Versammlung in Heidelberg 1903 mit einigen dazu gehörigen Schnitten von Herrn Prof. Braus demonstriert[1]).

Bevor ich in die spezielle Darstellung eintrete, möchte ich auch hier denjenigen, die mich in meiner Arbeit unterstützt haben, meinen verbindlichsten Dank aussprechen, vor allem Herrn Geh. Rat Fürbringer für die mir in liebenswürdiger Weise gewährte Gastfreundschaft in seinem Institut. Ferner habe ich Herrn Prof. Braus zu danken, der mich während meiner ganzen Arbeitszeit mit Rat und That gefördert hat, und Herrn Prof. v. Lenhossék (Budapest), welcher mich durch die Überlassung des grossen, von Herzog aufgearbeiteten Materials unterstützte. Zuletzt möchte ich noch meinem besonderen Dank für die Sorgfalt und das Verständnis Ausdruck verleihen, mit welchem der Präparator des Heidelberger Anatomischen Instituts, Herr A. Vierling, die Abbildungen verfertigte.

Material.

Das Material vom ausgewachsenen Menschen, welches ich bearbeitete, stammt von einem Hingerichteten, welcher 20 Jahre alt war. Dasselbe wurde der Leiche, welche durch Einwicke-

1) Am I. internat. Anatomenkongress in Genf demonstrierte ich sämtliche zu dieser Arbeit gehörende Modelle.

lung in nasswarme Tücher vor Auskühlung möglichst bewahrt worden war, zwei Stunden nach der Dekapitation entnommen, nachdem vorher die zugänglicheren Organe der Leibeshöhle fixiert worden waren. Die Konservierung, welche mit Formolalkohol (Gemisch eines 50%igen Alkohols mit 5% käuflichen Formols) vorgenommen worden war, erwies sich auch für feinere Untersuchungen als vollkommen ausreichend. Es zeigte sich ausserdem bei Besichtigung der fertigen Präparate, dass die Harnröhre von pathologischen Prozessen jeder Art verschont geblieben war.

Eine Querschnittserie durch den proximalen[1]) Anfangsteil der Pars cavernosa urethrae wurde mir fertig montiert, von Herrn Prof. Braus zur Verfügung gestellt. Eine weitere Serie aus einer weiter kaudal und zwar jenseits der Einmündung der Cowperschen Drüsen gelegenen Partie fertigte ich selbst an. Die Schnitte beider Serien sind 15 μ dick und mit Delafieldschem Hämatoxylin und Eosin gefärbt. Ausser diesen Serien standen mir noch Einzelpräparate aus anderen Teilen der Urethra desselben und eines anderen jugendlichen Hingerichteten zur Verfügung.

Ein nach der zuerst erwähnten Serie hergestelltes Plattenmodell, welches also den kranialen Anfangsteil der Pars cavernosa repräsentiert, war von Herrn Präparator Vierling unter Anleitung und beständiger Kontrolle des Herrn Prof. Braus hergestellt worden und wurde mir von letzterem, da es zwar auf der Heidelberger Anatomenversammlung demonstriert, aber sonst

1) Die Richtung nach der Blase hin bezeichne ich, der üblichen Nomenklatur bei der Harnröhre folgend, als proximal s. basal s. kranial, die Richtung nach der Glans dagegen als distal s. terminal s. kaudal. Wenn ich allgemein von „hinteren“ oder „vorderen“ Abschnitten der Harnröhre spreche, so ist damit nicht eine bestimmte Abgrenzung gemeint (wie etwa in den Bezeichnungen Pars anterior und Pars posterior der physiologischen und embryologischen Einteilungen), sondern auch die Richtung nach der Blase resp. der Glans hin.

der Veröffentlichung noch nicht übergeben worden war, zur detaillierten Publikation überlassen. Ich bezeichne dasselbe als Modell A (Taf. 11/12, Fig. 1—3). Es wurden zur Anfertigung dieses Modelles 214 Schnitte der Serie verwendet und zwar wurde jeder dritte Schnitt mit Hilfe des Projektionsapparates bei einer 22fachen Vergrösserung gezeichnet. Die äussere Begrenzung des Modelles bildet der basale Rand des Epithelbelages der Schleimhaut der Harnröhre. Ausserdem sind die in der Serie mitgetroffenen Cowperschen Drüsengänge modelliert und zwar auch wieder so, dass die basale, der bindegewebigen Unterlage zugewendete Fläche des Epithels plastisch dargestellt ist. Die Dicke der Platten betrug 1 mm, die Zahl der Platten 72.

Ausserdem stellte ich selbst ein zweites Modell nach derselben Serie dar. Es sollte in demselben von einem eng begrenzten Stück der Harnröhrenschleimhaut sowohl die innere nach dem Lumen gekehrte Fläche des Epithels, wie auch die äussere nach dem Bindegewebe schauende, bereits in dem anderen Modell dargestellte Fläche desselben zur Anschauung kommen. Dazu musste eine verhältnismässig starke Vergrösserung gewählt werden, um alles Detail hinreichend gross erscheinen zu lassen und auch eine genügende Stabilität zu erzielen. Ich reproduzierte jeden einzelnen Schnitt (im ganzen 40 Schnitte) und wählte eine 150fache Vergrösserung, stellte aber statt 2,25 mm dicker Platten immer je zwei Platten her und zwar eine von 1,25 mm und eine von 1 mm Dicke, beide nach derselben Zeichnung. Auf diese Weise gelang es, alle Details viel genauer beim Ausschneiden zu berücksichtigen als dies bei Platten von 2,25 mm Dicke möglich ist. Ausserdem erwies es sich als nötig, beim Aufbauen des Modells so vorzugehen, dass namentlich die nach dem Lumen zugekehrte Fläche bereits fertig geglättet wurde, sobald eine neue oder wenige neue Platten zu dem bereits aufgebauten Stück des Modells hinzukamen; denn die Schleimhaut ist so gewulstet, dass viele Partien, die beim Aufbau des Modells anfänglich freiliegen, durch nachfolgende Teile

so überdeckt und in die Tiefe gedrängt werden, dass ihnen nicht mehr mit dem Bossierspatel beizukommen ist. Ich brauche nicht zu erwähnen, dass jeder Schnitt, der zunächst mit dem Projektionsapparat vergrössert wurde, vor dem Ausschneiden der Platte nochmals unter dem Mikroskop genau kontrolliert wurde. Es ist dies in unserem Falle besonders nötig, weil dann, wenn der Schnitt das Epithel schräg getroffen hat, die genaue Grenze zwischen Bindegewebe und Epithel nur bei stärkeren Vergrösserungen als den bei der Projektion benutzten, festgestellt werden kann. Das fertige Modell, welches eine Falte der Schleimhaut darstellt, wurde zum Schlusse auf der Kuppe dieser Falte der Länge nach zerschnitten. Ich bezeichne das Modell als Modell B (Taf. 11/12, Fig. 4, 5, 6, 7).

Über das Material von menschlichen Embryonen, welches ich benutzte, werde ich zu Beginn des zweiten Abschnittes spezielle Angaben machen.

Allgemeine Vorbemerkung.

Unter Pars cavernosa urethrae verstehen wir denjenigen Teil der Harnröhre, welcher „allseitig von ihrem Schwellkörper umgeben ist" (Waldeyer). Auf Grund des Studiums der älteren Litteratur und auf Grund der Präparate, welche ich beim Fortschreiten meiner Arbeit an meinem Material zu Gesicht bekam, drängte sich mir die Vermutung auf, dass ursprünglich zwei Bestandteile an dem Aufbau der Pars cavernosa, speziell ihrer Schleimhaut, beteiligt sein müssten und dass der eine, das Ektoderm, einen viel umfänglicheren Bestandteil repräsentiert als gewöhnlich angenommen wird. Ich nahm als ungefähre Grenze des ektodermalen und entodermalen Bestandteils der Harnröhre die Einmündungsstelle der Cowperschen Drüsen an. Um so mehr erfreute es mich, als ich in den neuesten Untersuchungsergebnissen Keibels bei Echidna eine klare thatsächliche Unterstützung meiner Erwägungen fand, denn Keibel

wies nach, dass die Cowperschen Drüsen bei Echidna noch vom Ektoderm gebildet werden und also die hinterste Grenze desselben darstellen. Da es mir nicht unwahrscheinlich schien, dass Verschiedenheiten im Bau der fertigen Schleimhaut und der Anhänge derselben vor und hinter der Mündung der Cowperschen Drüsen infolge der Herkunft aus verschiedenen Keimblättern resultieren könnten, so achtete ich besonders auf diesen Punkt und schicke dies voraus, um bei der folgenden speziellen Schilderung von vornherein auf die Differenzen aufmerksam zu machen, welche sich thatsächlich in den Bezirken vor und hinter der genannten Grenze nachweisen lassen.

Aber auch abgesehen von dieser mehr theoretischen Frage ist es von praktischen Gesichtspunkten nicht unwichtig zu untersuchen, ob die über den feineren Bau der Schleimhaut (z. B. über den Aufbau des Epithels u. a.) unter den Autoren bestehenden Verschiedenheiten in den thatsächlichen Angaben vielleicht dadurch ihre Erklärung finden, dass die Pars cavernosa der Harnröhre in ihren verschiedenen Abschnitten nicht ganz gleichmässig gebaut ist. Es kam mir darauf an, eine möglichst umfängliche morphologische Basis zu gewinnen, so dass eine Differenz im Aufbau nicht nur an einem der beteiligten Faktoren (z. B. dem Epithel) nachgewiesen wurde, sondern möglichst an allen. Es erwiesen sich dabei die vielgestaltigen Anhangsgebilde der Schleimhaut (kleinere und grössere Drüsen) von besonderem Wert, und ich werde infolgedessen auf die Beschreibung derselben ganz besonders eingehen.

Bei der speziellen Beschreibung der Pars cavernosa urethrae werde ich im folgenden

1. das Epithel der Pars cavernosa,
2. die Drüsen innerhalb der Wand dieses Harnröhrenabschnittes,
3. die Faltungen der Urethralwand

besprechen.

1. Das Epithel der Pars cavernosa.

Die Ansichten der Autoren über den Aufbau des Epithels der Pars cavernosa urethrae gehen weit auseinander; nur in einem Punkt sind sie einig, dass die Kerne der Epithelzellen nicht in einer Reihe liegen, wie bei einem typischen einschichtigen Epithel, sondern dass sie allenthalben zwei- oder mehrreihig angeordnet sind. Es sind nun zahlreiche Fälle bei den verschiedensten Epithelien cylindrischer Art bekannt, bei welchen trotz mehrreihiger Anordnung der Kerne doch die zugehörigen Zellleiber die ganze Dicke des Epithels durchsetzen, so dass der basale Teil die bindegewebige Unterlage, der terminale die freie Oberfläche der Epithellamelle berührt. Solche Epithelien nennt man bekanntlich mehrzeilige oder mehrreihige Epithelien. Es fragt sich also bei der Urethra, ob die Zellen als Ganzes trotz der mehrreihigen Anordnung der Kerne einschichtig angeordnet sind oder ob auch sie mehrere Schichten bilden. Von den Autoren, welche über den Bau der Harnröhre berichten, bemerkt Waldeyer: „In den hinteren Abschnitten: Partes prostatica, trigonalis und Fossa bulbi zeigt die untere Wand ein geschichtetes Plattenepithel, während die obere ein Übergangsepithel wie das der Harnblase führt. In der Pars cavernosa — die Grenzen der verschiedenen Epithelarten sind nicht scharf — tritt ein geschichtetes Cylinderepithel auf, dem von der Fossa navicularis an ein geschichtetes Plattenepithel folgt" (S. 408). Nach v. Ebner ist „das Epithel der männlichen Harnröhre im prostatischen und auch noch mehr weniger weit im membranösen Teile in grösserer oder geringerer Ausdehnung besonders im Bereich der Crista urethralis von demselben Charakter wie in der Blase oder wie in der Regel im kavernösen Teile ein geschichtetes oder mehrreihiges Cylinderepithel" (S. 482). Zuckerkandl bezeichnet das Epithel des Harnröhrenschaftes als aus zwei Schichten cylindrischer Zellen bestehend, welche auch die Lakunen aus

kleiden. „Doch ist", setzt er hinzu, „wie v. Ebner betont, die individuelle Verschiedenheit des Epithels zu beachten" (S. 73). Herzog, welcher besonders auch die ältere Litteratur über diese Frage berücksichtigte, beschreibt das Epithel „zwar als mehrzeilig aber doch als einschichtig" und fasst die tieferliegenden Zellen desselben als Ersatzzellen auf (S. 735). Über die Lokalisation giebt Herzog an: „mit Ausnahme einiger Stellen, wo das Epithel nur aus einer Schicht cylindrischer Zellen besteht, wird die Schleimhaut der ganzen Pars cavernosa, membranacea und selbst die des vorderen Teiles der Pars prostatica von derartigem (scl. mehrzeiligem) Epithel bedeckt; ein Unterschied zwischen dem Epithel dieser Teile ist nicht nachweisbar" (S. 736). Eberth, den wir als letzten hier anführen wollen, sagt: „im allgemeinen wird den oberen Abschnitten und besonders der unteren Wand der Pars prostatica, trigonalis und Fossa bulbi ein geschichtetes Plattenepithel zugeschrieben, der oberen Wand eine Art Übergangsepithel, wie es die Harnblase besitzt. Die Pars cavernosa soll ein geschichtetes Cylinderepithel, die Fossa navicularis geschichtetes Plattenepithel tragen. Die Grenzen der einzelnen Epithelarten scheinen aber sehr unbestimmt" (S. 180).

Um die Ansichten speziell über das Epithel der Pars cavernosa hier zusammenzufassen, so bezeichnen also Waldeyer und Eberth dasselbe als geschichtet, v. Ebner als geschichtet oder mehrreihig, Herzog nennt dasselbe nur mehrreihig; Zuckerkandl erkennt nur zwei Schichten von Zellen an. Hervorgehoben sei, dass Herzog auf die Einförmigkeit der Epithelbekleidung in der ganzen Länge der Harnröhrenschleimhaut aufmerksam macht.

Meine eigenen Beobachtungen zeigten mir zunächst, dass im ganzen Bereich der Pars cavernosa urethrae die Form der Zellen eine cylindrische (prismatische) ist und dass die Kerne, solange nicht besondere drüsige Partien der Schleimhaut vorliegen (B und Dr Fig. 8, 9, 10, Taf. 13/14), zum mindesten zwei-

oder mehrreihig angeordnet sind. Das sind ja auch die beiden Punkte, in welchen alle Autoren übereinstimmen.

Dagegen konnte ich einen deutlichen Unterschied im Bau des Epithels zwischen den hinter der Einmündungsstelle der Cowperschen Drüsen und den vor dieser Stelle gelegenen Harnröhrenpartien nachweisen. Proximal von der genannten Grenze finde ich in den Schnitten Bilder, bei denen ganz unverkennbar die einzelnen Zellen die ganze Dicke des Epithels durchsetzen, also sowohl die Unterfläche wie auch die Oberfläche der Epithellamelle berühren. In Fig. 9, Taf. 13/14 ist auf dem Schnitt durch diesen Teil der Harnröhre mit × allemal angegeben, wo deutliche derartige Stellen sichtbar sind. Eine der dort abgebildeten Falten (F) ist in Fig. 10 bei stärkerer Vergrösserung wiedergegeben; es war das diejenige Stelle, bei welcher dies Verhalten am deutlichsten unter allen zu Tage trat. Ein solches Epithel ist zwar einschichtig, aber meist zweizeilig, denn die Kerne liegen fast immer in zwei Reihen. Nun sind aber solche Stellen bei Betrachtung eines Stückes der Schnitte (wie Fig. 9 abgebildet) immerhin spärlich und dieser Eindruck ist auch bei der Betrachtung der Serie unverkennbar. Es ist jedoch zu bedenken, dass die Schleimhaut der Harnröhre infolge ihrer ungeheuren Faltung (s. Textfig. 3) in weitaus den meisten Fällen vom Messer schräg getroffen werden muss und dass natürlich auf Schrägschnitten eine klare Einsicht in den Bau des Epithels nicht gewonnen werden kann.

Diesem Übelstand konnte ich jedoch beim Aufbau des Modells B (Taf. 11/12, Fig. 4—7) abhelfen, da hierbei die Falten und die Stellen, wo dieselben schräg getroffen worden waren, unmittelbar zur Anschauung kamen. Kontrollierte ich nun jeweils diejenigen Stellen der betreffenden Schnitte, an welchen das Epithel mehrschichtig erschien mit dem Modell, so zeigte sich, dass jedesmal die betreffenden Stellen schräg getroffenen

Falten angehörten, also nicht etwa beweisend für eine reale Mehrschichtigkeit der Epithellamelle gelten konnten.

Beträchtlich anders sieht das Epithel in allen Querschnitten derjenigen Serie aus, welche durch den distal von der Einmündungsstelle der Cowperschen Drüsen befindlichen Abschnitt der Harnröhre angefertigt wurde. Wie Fig. 8 Taf. 13/14 zeigt, giebt es dort ausser in den Drüsen, welche wie schon oben erwähnt, eine Ausnahme bilden und später genauer beschrieben werden sollen (Dr Fig. 8—9), keine Stelle, wo die Kernschicht einreihig wäre, vielmehr sind allenthalben, wo man auch die Schnitte untersucht, mehrere Reihen von Kernen, zum mindesten 3 oder 4, wahrzunehmen. Durch Schiefschnitte wird natürlich auch hier die Zahl der Kernlagen scheinbar erhöht. Zwei Reihen von Kernen oder sogar nur eine, wie stellenweise in den hinteren Partien der Pars cavernosa, fand ich aber, wie gesagt, nie. Ob dagegen dieser Vielreihigkeit der Kerne auch eine Vielschichtigkeit der Zellen entspricht, darüber wage ich trotz vielfacher Bemühungen in dieser Hinsicht kein abschliessendes Urteil. Die dicht gelagerten Kerne erschweren zu sehr den Einblick in die Anordnung der eng zusammengepressten Zellen und deren Grenzen. Aus Analogiegründen möchte ich jedoch schliessen, dass dieser Teil der Pars cavernosa ebenfalls nur aus einer Schicht von Zellen besteht, ebenso wie die hinteren vorhin beschriebenen Abschnitte und dass höchstens die oft sehr ausgeprägte basale Schicht von Kernen (c Fig. 8) zu Ersatzzellen gehört, welche nicht die freie Oberfläche des Epithels erreichen, sondern als eine jugendliche Matrix dem Bindegewebe aufliegen.

Zusammenfassung. Das Epithel der Pars cavernosa urethrae besteht aus cylindrischen (prismatischen) Zellen. Die Schichtung ist in den verschiedenen Abschnitten eine verschiedene und zwar ist das Epithel kranial von der Einmündungsstelle der Cowperschen Drüsen sicher einschichtig, mit

meist zweizeiligem Typus der Kernanordnung, während kaudal von der Einmündungsstelle der Cowperschen Drüsen Vielzeiligkeit des Epithels besteht (wahrscheinlich verbunden mit Erhaltung des einschichtigen Charakters).

2. Die innerhalb der Schleimhaut der Pars cavernosa urethrae liegenden Drüsen (inklusive der „Cysten" der Autoren).

In der Litteratur über die innerhalb der Schleimhaut unseres Gebietes befindlichen Drüsen und drüsenähnlichen Gebilde finde ich zwei verschiedene Gruppen beschrieben. Einmal sogenannte „Cysten" und ferner intraepithelial gelegene Drüsen.

Die „Cysten" der Autoren werden ziemlich allgemein als Gebilde von drüsigem Charakter der sie zusammensetzenden Zellen geschildert, bei denen jedoch, da eine Öffnung nach dem Lumen der Urethra fast immer fehlen soll, von den meisten eine wirklich drüsige Funktion als ausgeschlossen betrachtet wird. Infolgedessen gehen die Deutungen sehr auseinander. Abgesehen von der Ansicht, dass vielleicht nervöse Endapparate durch diese Gebilde repräsentiert seien, ist wohl die Meinung am verbreitetsten, es handle sich um degenerierende Drüsen.

Die intraepithelialen Drüsen besitzen nach den Schilderungen der meisten Autoren den ausgesprochenen Bau von Drüsen, welche nur infolge ihres geringen Kalibers auf die Dicke der Epithelschicht begrenzt sind und sich nicht in das darunterliegende Bindegewebe der Mucosa vorwölben. Sie werden infolgedessen von den meisten Autoren für eine den „Cysten" gegenüberzustellende, eigenartige Bildung für sich betrachtet.

Um zunächst über die thatsächlichen Befunde, welche sich in der Litteratur mitgeteilt finden, kurz zu berichten, so ergiebt sich bezüglich der „Cysten" folgendes. Sie sind im Schnittbild betrachtet runde oder elliptische Hohlräume von 16—40 oder

sogar 50 μ Durchmesser, welche von oft typisch radiär geordneten cylindrischen Zellen ausgekleidet sind. Im Hohlraum derselben sieht man entweder eine homogene mit Eosin oder Mucikarmin sich distinkt färbende Masse, welche auch schollig zerfallen sein kann, oder aber Zelltrümmer. Nach längerem Suchen kann man gelegentlich einmal die eine oder andere entdecken, bei welcher die homogene Masse aus dem inneren Hohlraum durch eine feine Öffnung in das Lumen der Harnröhre hineinragt; bei weitaus den meisten ist dies aber nicht der Fall. Die topographische Verteilung wird so angegeben, dass sie in grösster Zahl innerhalb der prostatischen Harnröhre gefunden wurden, doch vermisste man sie auch in der Pars membranacea nicht ganz. Sie wurden bereits in den ersten Lebensjahren und auch, allerdings in stets abnehmender Zahl bis ins Mannesalter hinein nachgewiesen. Eine genauere zeitliche Abgrenzung bezüglich des ersten Auftretens oder des endlichen Verschwindens finde ich jedoch nicht angegeben.

Die intraepithelialen Drüsen finden keine so übereinstimmende Beschreibung, als dass ich bei ihnen dieselbe in dieser einheitlichen Weise zusammenfassen könnte. Bei Zuckerkandl (1904) werden dieselben gar nicht erwähnt und bei Eberth (1904, S. 182) werden sie mit den Falten und Grübchen der Schleimhaut (Lacunae Morgagni) zusammengestellt, denen keine andere Epithelauskleidung als der übrigen Wand der Harnröhre zukäme. Danach könnte es zweifelhaft erscheinen, ob intraepitheliale Drüsen wirklich existierten. Es kommt noch hinzu, dass Herzog (1904) trotz seiner sehr sorgfältigen Untersuchungen nichts über diese Gebilde berichtet. Es ist jedoch zu bedenken, dass der Schwerpunkt seiner Untersuchungen auf entwickelungsgeschichtlichem Material beruht und dass bei solchen im Gegensatz zum Erwachsenen derartige Bildungen noch fehlen. Seine Angabe, dass er „Stellen in der Urethra fand, wo das Epithel bei Ermangelung aller Ersatzzellen buchstäblich als einschichtig

sich darstellte", bin ich geneigt, so aufzufassen, dass er in der That solche Drüsen gesehen hat, ohne sie allerdings als solche zu bezeichnen. Solche Stellen traten ihm namentlich in der Pars membranacea und dem hinteren Abschnitt der Pars cavernosa seines spärlichen Materials vom Erwachsenen entgegen. v. Ebner (1902) und Paschkis (1903), welchen wir die eingehendste Beschreibung intraepithelialer Drüsen verdanken, gehen in ihrer Beschreibung so sehr auseinander, dass sie unmöglich dieselben Gebilde meinen können; nach v. Ebner stellen dieselben seichte Buchten dar, welche hie und da vorkommen und mit drüsenzellenähnlichen, oft auf Schleimfarben positiv reagierenden Epithelzellen ausgekleidet sind, während nach Paschkis die Einbuchtungen mit dem Harnröhrenlumen bloss mittelst eines ganz feinen Spaltes kommunizieren.

Bei diesem Sachverhalt möchte ich zunächst meine eigenen Befunde darstellen und erst im Anschluss hieran untersuchen wie sich dieselben und die sich aus ihnen ergebenden Deutungen zu den dann spezieller mitzuteilenden Angaben der Autoren in Beziehung setzen.

Werfen wir zunächst einen Blick auf Textfigur 3 (S. 107), welche einen Querschnitt aus der proximal von der Einmündungsstelle der Cowperschen Drüsen gelegenen, in Serien zerlegten Partie darstellt, so sieht man an zahlreichen Stellen kleine intraepithelial gelegene Hohlräume, welche nicht mit dem Lumen zusammenhängen und meist einen kugeligen Inhalt in ihrem Inneren beherbergen (in Fig. mit Cy bezeichnet). Es sind dies die „Cysten" der Autoren. Sie zeigen zum Teil alle Eigenschaften, welche oben als das übereinstimmende Resultat der Beschreibungen früherer Autoren erwähnt wurden. Diese (Fig. 11, 12, Taf. 13/14) präsentieren sich als kleine Hohlräume, welche im Durchmesser 40—50 μ und dabei eine runde oder ovale Form haben.

Der den Hohlraum begrenzende Rand ist entweder ganz scharf konturiert oder es gehen von den umgebenden Zellen aus ganz kurze und feine Fortsätze ein wenig in das Lumen hinein. Diese Zellen selbst besitzen eine streng radiäre Anordnung, sind von kubischer Form und zeigen einen grossen rundlichen Kern, welcher fast stets im Mittelpunkt der Zelle plaziert ist. Die Zellgrenzen sind weitaus am schärfsten nach dem Lumen zu erkennbar, nach aussen, den umgebenden Epithelien zu sind sie etwas verschwommen und ebenso manchmal die Grenzen zwischen den Zellen selbst. Doch lässt sich stets die Zahl der umgebenden Zellen mit ziemlicher Genauigkeit nach der Zahl der Kerne beurteilen. Dieselbe beträgt durchschnittlich 10—12. Den Inhalt des Hohlraumes bildet eine fast homogene Masse, welche (wohl infolge geringer Schrumpfung) von den Zellkonturen durch einen Zwischenraum getrennt ist. Sie färbt sich bei der angewendeten Behandlung der Serienschnitte mit Hämatoxylin und Eosin schön rosa, doch sind die Grenzen häufig blau tingiert und auch im Innern des Klumpens bemerkt man bei scharfer Einstellung feine blaue Pünktchen, so dass die Homogenität der Masse keine vollkommene ist. Daneben kommen Hohlräume zur Beobachtung, in welchen entweder gar kein Inhalt vorhanden ist oder nur eine geringe Menge von einer faserigen, in ihren tinktoriellen Eigenschaften mit dem Verhalten der umgebenden Zellen übereinstimmenden Masse. Es kommt auch vor, dass die den Hohlraum auskleidende Zellenschicht aus Epithelien besteht, welche erheblich niedriger, deren einzelne Zellen dann aber entsprechend breiter sind als die oben beschriebenen. Die Beziehung dieser Gebilde zum Urethrallumen ist bei unmittelbarer Betrachtung der Schnitte eine solche, dass dieselben entweder offen mit dem Lumen kommunizieren, es ist dies jedoch nur bei einigen der Fall. Oder aber, und zwar bei den meisten ist das Bild das folgende: Es ist das Lumen von der inneren Oberfläche der Schleimhaut durch eine

Schicht von Zellen getrennt, welche den im allgemeinen die Auskleidung des Hohlraumes bewirkenden Zellen durchaus entsprechen (Fig. 11), oder es ist die das Lumen auskleidende Zellentapete sowohl von dem Lumen der Harnröhre wie von der basalen Fläche des Urethralepithels durch Zellen getrennt, welche dem allgemeinen Epithelbelag der Pars cavernosa gleich sind (Fig. 12 c); endlich können die den Hohlraum begrenzenden Zellen unmittelbar an die unter dem Epithel liegende Substantia propria der Schleimhaut anstossen und somit die Aussenfläche des Epithels berühren (Fig. 12 b). Alle diese „Cystchen“ liegen vollkommen innerhalb der Dicke der Epithelschicht, intraepithelial. Daneben kommen jedoch solche vor, welche sich über die äussere Fläche des Epithels vorbuchten oder deren Schnittbild gänzlich ausserhalb des Epithels gelegen ist. Da die Zellen derselben völlig mit denen der intraepithelial gelegenen Gebilde übereinstimmen und alle Übergänge zwischen beiden vorhanden sind, so handelt es sich hier nur um eine stärkere Ausbildung desselben Organes (Fig. 13). Da die Entfaltung der fraglichen Gebilde immer nur um eine geringe und auf die nächste Nachbarschaft des Epithels beschränkte ist, so bezeichne ich ihre Lage als subepithelial.

Die Frage, wie sich solche Schnittbilder auf das wirkliche Verhalten im Zusammenhang der Harnröhre beziehen lassen, lässt sich nur durch Untersuchung der Serie und Kombination der einzelnen Schnitte, vorzüglich am Modell, entscheiden. Es ist schon bei Berücksichtigung der Nachbarschnitte in der Serie in weitaus den meisten Fällen zu sehen, dass auch dort, wo in dem das „Cystchen“ selbst treffenden Schnitt eine Verbindung mit dem Lumen der Harnröhre nicht wahrzunehmen ist, doch eine Kommunikation besteht. Dieselbe präsentiert sich als feiner Kanal, welcher nur bei ganz genauer Einstellung des Tubus sichtbar ist, auf welchen aber oft eine seichte, mit kubischem Epithel ausgekleidete und heller als das Urethralepithel sich

färbende Vertiefung in letzterem oder gar eine deutlich kreisförmige Anordnung kubischer Zellen mit halsartiger Einengung hinweist. Den schlagenden Beweis dafür, dass in keinem Fall eine Kommunikation des Lumens der fraglichen Gebilde mit dem Lumen der Harnröhre fehlt, erhielt ich bei dem Aufbau des

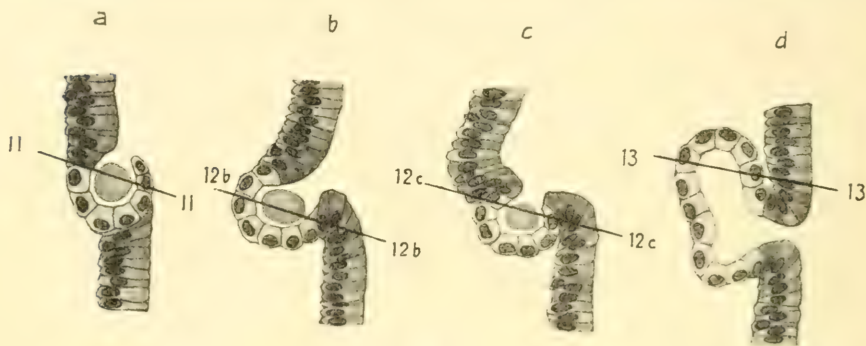


Fig. 1.

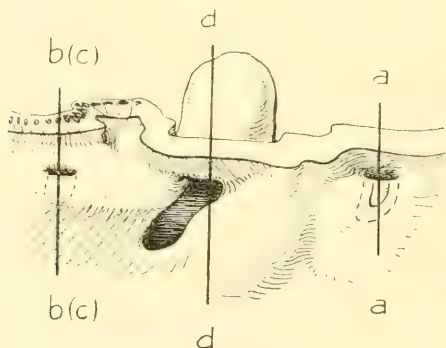


Fig. 2.

Plattenmodells B, von welchem ich eine Partie mit besonderer Ausmodellierung dieser „Cysten" in Fig. 7 Taf. 11/12, abbilde. So wie in dieser Figur die intraepithelial gelegenen „Cysten" a und b und die subepithelial gelegene d mit der Innenfläche des Epithels kommunizieren, so fand ich dies bei sämtlichen überhaupt in der rekonstruierten Partie vorhandenen derartigen Gebilden.

Denkt man sich durch das in Fig. 7 dargestellte Modell

senkrechte Schnitte so gelegt, dass sie a, b und d der Länge nach treffen, so wie dies in der Textfigur 2 durch die mit entsprechenden Buchstaben bezeichneten Linien angegeben ist, so erhält man Bilder, wie sie Textfigur 1 repräsentiert. In Fig. a dieser Textfigur ist der Zugang zu dem Hohlraum der „Cyste" so weit nach oben abgebogen, dass das den Hohlraum auskleidende helle Epithel unmittelbar an der Begrenzung des Harnröhrenlumens beteiligt ist, wie dies auch in Fig. 7, Taf. 11/12 an der betreffenden Stelle durch blauen Überdruck angedeutet ist. Fig. 11, Taf. 13/14 entspricht der Schnittrichtung, welche in Textfigur 1a durch die mit 11/11 angegebene Linie gegeben ist. Die schräge Einmündung des Verbindungskanales in das Lumen der Harnröhre ist nun ausserordentlich häufig vorhanden, ja manchmal verdecken spornartig vorragende, über den Eingang von einer Seite her sich vorschiebende kleine Falten denselben so sehr, dass er nur bei schärfster Aufmerksamkeit und nur während des Aufbaues des Modells wahrgenommen werden konnte. Die nischenartige Einbuchtung solcher Stellen ist schon bei Fig. 7 a und b Taf. 11/12 und Textfigur 1 a, b, c bemerkbar, kann aber eine noch höhere, in der Zeichnung nicht gut reproduzierbare Ausdehnung erreichen. Die schräge Richtung des Ausführungsganges kann verschieden zur Achse der Harnröhre orientiert sein, ja es kommt vor, dass von einem gemeinsamen Mündungsstück T-förmig zwei Äste ausgehen.

Textfigur 1 b und c entsprechen der in Textfigur 2 mit bb (cc) bezeichneten Schnittrichtung. Das in Fig. 12, Taf. 13/14 mit b bezeichnete Bild würde der Schnittrichtung 12b in Textfigur 1b entsprechen, hier grenzt also die Auskleidung des Hohlraums unmittelbar an das darunter liegende Bindegewebe, wie oben beschrieben. Das Bild Fig. 12c dagegen würde der in Textfigur 1c mit 12c bezeichneten Schnittrichtung analog sein und sich daraus erklären, dass bei ihm der helle Epithelkranz völlig in typisches Harnröhrenepithel eingebettet erscheint.

Textfigur 1 d endlich giebt den durch dd in Textfigur 2 angegebenen Schnitt in schematischer Weise wieder und Fig. 13 entspricht der durch 13 in der Textfigur 1 angegebenen Richtung. In dem Modell, Fig. 7, ist durch partielle Entfernung der Seitenwand des subepithelialen Hohlraums Einblick in denselben gewährt und gezeigt, wie das Innere sich ausbuchtet. In Textfigur 2 ist dagegen dieser Ausschnitt nicht wiedergegeben, vielmehr die intakte Oberfläche und auch die unverletzte Eröffnungsstelle des Hohlraums in das Lumen der Harnröhre abgebildet.

Nach dieser Darstellung kann es nicht zweifelhaft sein, dass wir es in den fraglichen Gebilden nicht mit abgeschlossenen Hohlräumen, also nicht mit „Cysten" zu thun haben, sondern dass es sich um Drüsen handelt, welche eine kontinuierliche Reihe verschiedener Ausbildungsformen darstellen und deren Lageverhältnis nur durch ihre jeweilige Grösse bestimmt wird. So kommen alle Übergänge vor zwischen intra- und subepithelial gelegenen Drüschen, wie dies Textfigur 1 in halbschematischer Form am deutlichsten erkennen lässt. Es sind deshalb auch die Unterschiede zwischen intra- und subepithelialen Drüsen keine festen, sondern fliessende. Die Grösse der Drüsen, auf welche es dabei in erster Linie ankommt, ist am Modell gemessen so, dass die kleineren 3—5 mm Tiefe die grössten bis zu 1,6 cm Tiefe besitzen. Die wirkliche Grösse ist also eine minimale, da ihr nur der 150. Teil von diesen Maassen zukommt.

Die Form der Drüsen ist eine sehr wechselnde, die kleineren besitzen sämtlich eine krugförmige alveoläre Gestalt (Textfigur 1a—c), während die grösseren mehr schlauchförmig, tubulös auswachsen können (Textfigur 1 d, sowie Textfigur 2 d und Fig. 7, Taf. 11/12 d). Da diese Übergänge jedoch auch fliessende sind, und alle Gebilde in denselben Formenkreis hineingehören, so ist es nicht angängig, besondere Kategorien zu unterscheiden. Ich nenne deshalb diese Drüsen tubulo-alveoläre Drüsen

ihrer Form nach. Ihrer Lage nach sind sie allgemein am besten als subepitheliale zu bezeichnen, da ja auch die intraepithelial gelegenen meist ein wenig die Aussenfläche des Epithels vorbuchten und durch weiteres Wachstum in die Substantia propria hineintreten können. Es wird also dabei die Bezeichnung allgemein nach der höchsten Stufe der Ausbildung der Drüsen gewählt, wie dies auch beispielsweise bei der Bezeichnung der Epithelien (z. B. mehrschichtiges Plattenepithel) üblich ist. Eine andere Frage ist die, ob die Jugendformen der subepithelialen Drüsen auch wirklich alle den ausgebildeten Typus in ihrer weiteren Entwickelung erreichen. Um dies zu entscheiden und um überhaupt eine Vorstellung über die Zahl dieser Drüsen zu erlangen, habe ich eine Zählung derselben an meinem Modell B vorgenommen (Fig. 4—7, Taf. 11/12). Es fanden sich daselbst 24. Da der ganze Kontur der Harnröhre beiläufig 9 mal so gross ist, als derjenige des rekonstruierten Stückes, die Höhe des letzteren dabei einem etwas über 4 mm langen Stück der Schleimhaut entspricht, so lässt sich daraus die Gesamtzahl der Drüsen für ein Stückchen Harnröhre von 1 cm Länge aus der betreffenden Gegend, welcher das Modell entnommen ist, berechnen. Dieselbe beträgt 3240 Stück. Da nun das Vorkommen ausgebildeter, mehr tubulöser und in die Substantia propria frei hereinragender Drüsen eine relativ spärliche ist, so ist wohl kaum anzunehmen, dass alle kleineren, zum Teil rein intraepithelial gelegenen Drüschen dieses Endstadium erreichen. Denn die Bildung derselben ist bei meinem embryologischen Material, über welches ich erst im Detail im zweiten Abschnitt berichten werde, nicht einmal in den ersten Anfängen vorhanden. Bei einer einem 2jährigen Knaben entstammenden Serie Herzogs ist die Faltenentwickelung zwar eine hochgradige, aber trotzdem noch nicht so weit vorgeschritten, dass die histologische Differenzierung, welche der Faltenentwickelung parallel zu gehen pflegt, eine Bildung unserer Drüsen hätte einleiten können.

Jedenfalls erfolgt dieselbe also erst in späterer post-embryonaler Zeit[1]), ohne dass ich momentan eine genauere zeitliche Begrenzung angeben könnte. Die zahlreichen Zwischenstufen zwischen den verschieden hohen Ausbildungsstadien der Drüsen in meinem Material machen es jedoch wahrscheinlich, dass diese Entstehung nicht etwa eine plötzliche, an die Pubertätszeit des Individuums, an welche man denken könnte, gebundene ist, sondern dass sich vom Knabenalter an ganz allmählich dieser Ausbildungsprozess vollzieht. Ich stelle mir vor, dass die spärlichen frei in die Substantia propria der Mucosa hineinragenden ausgebildeten Drüsenformen konstante Gebilde sind, dass dagegen die Jugendformen bei dem Missverhältnis, welches zwischen ihrem ausserordentlich zahlreichen Vorkommen und der geringen Anzahl der ausgebildeten Drüsen besteht, zum Teil transitorischen Charakter haben, indem sich viele durch Erweiterung der Kommunikation mit dem Harnröhrenlumen eröffnen, dadurch immer mehr in das Niveau der Epitheloberfläche der Pars cavernosa hineingeraten und schliesslich verschwinden. Dabei würde eine Umwandlung des Epithels in das die Harnröhrenschleimhaut bildende Deckepithel anzunehmen sein, von dessen indifferenten Zellen (Ersatzzellen) die Bildung dieser Drüsen voraussichtlich ihre Entstehung nimmt. Würde man annehmen, dass alle diese Drüsen zeitlebens bestehen blieben, so müsste aus dem Vorkommen so zahlreicher in lebhafter Entwickelung befindlicher Jugendformen, wie sie sich noch bei meinem Material vom 20jährigen Manne finden, gefolgert werden, dass allmählich fast die ganze Schleimhaut mit solchen tubolo-alveolären Drüsen bedeckt sein würde; das ist aber offenbar nicht der Fall.

Ausser in der Serie, welche proximal von der Einmündungsstelle der Cowperschen Drüse situiert ist, konnte ich diese subepithelialen Drüsen auch in der anderen Serie nachweisen, also in dem distal zu jener Stelle gelegenen Gebiet der Pars

[1]) in der Pars cavernosa des Mannes. Siehe Klein u. Groschuff, S. 94.

cavernosa. In Textfigur 4 sind dieselben eingetragen und mit Cy an besonders deutlichen Stellen bezeichnet. Nach einer oberflächlichen Schätzung scheint es mir, dass sie auf den Schnitten der letzteren Serie im allgemeinen weniger zahlreich sind als in denen der zum kranialen Teil der Pars cavernosa gehörenden Serie. Es wird dies hauptsächlich auf das Konto der grösseren Faltung und also weit beträchtlicheren Flächenausdehnung der Harnröhrenschleimhaut in den basalen gegenüber den terminalen Teilen zu setzen sein (vgl. Textfigur 3 und 4 und das folgende Kapitel). Ich halte also die Verteilung der subepithelialen Drüsen über die ganze Schleimhaut der Pars cavernosa für eine relativ gleichmässige, und zwar finde ich dieselben bezüglich der Faltung der Urethralwand so orientiert, dass sie fast ausschliesslich an den Seitenwänden der grossen Falten des Harnröhrenlumens vorkommen, während die Kuppen der Falten und die tiefsten Stellen der Rinnen zwischen den Falten fast gänzlich frei von ihnen bleiben (Taf. 11/12, Fig. 4, Cy).

Meine Ansicht, dass es sich in den beschriebenen, subepithelialen tubulo-alveolären Harnröhrendrüsen nicht um degenerierende drüsenartige „Cysten“, wie viele der früheren Autoren annehmen, sondern um in Ausbildung begriffene bereits funktionierende und wenigstens zum Teil höhere Stufen der Entfaltung erreichende echte Drüsen handle, stützt sich einmal auf das Aussehen des Epithels, ferner auf die zahlreichen Übergänge zwischen den einzelnen Formen, also auf Beobachtungen, über welche ich bereits oben berichtet habe, und schliesslich auf analoge Verhältnisse in der Schleimhaut der Harnblase, welche Lendorf (1901) in einer Monographie behandelt hat. Dieser wende ich mich jetzt zu.

Lendorf fand in der Blase des Kindes in der Gegend des Orificium internum urethrae Bildungen, welche „sicherlich mit den in etwas späterem Alter stets hier vorkommenden Drüsen in Beziehung zu setzen sind. . . . Was das Epithel an dieser Stelle von dem übrigen Blasenepithel unterscheidet, ist nun das,

dass hier teils solide Epithelzäpfchen in die Mucosa, teils mit Sekret angefüllte kleine Hohlräume in der Epithelschicht selbst und teils Übergänge dieser beiden Bildungen oder vielmehr Vereinigungen der beiden in einer auftreten, so dass gerade die Epithelzäpfchen in ihrem oberen Teile den Hohlraum enthalten“ (S. 96). „Die Vakuolen, die stets in dem oberflächlichen Teile des Epithels zu liegen scheinen, können von variierender Grösse und von etwas verschiedener Form sein. Die kugelige oder ovale Form ist jedoch die gewöhnlichste“. Ferner giebt Lendorf die Möglichkeit zu, dass anfangs nicht alle diese Bildungen „eine Öffnung haben und dass diese erst später gebildet wird, wenn die Zellen zu secernieren begonnen haben. Wenigstens trifft man Bildungen, die das andeuten könnten und an denen man sieht, wie die gebildete Sekretkugel die oberste Epithelschicht ausbuchtet, ohne dass es möglich wäre eine Mündung zu entdecken. . . . Die die Begrenzung der Cavität bildenden Zellen sind stets auf bestimmte Weise geordnet. . . . Das in den Hohlräumen abgesonderte Sekret sieht an den gehärteten Präparaten wie eine homogene Masse aus. . . . Ob nun nicht bei der Bildung eines solchen Hohlraumes stets zugleich eine Proliferation der um denselben, besonders nach unten liegenden Epithelzellen vorgeht, ist schwer zu entscheiden; sicher ist es aber jedenfalls, dass man dies oft sieht. Wird die Proliferation nach unten so stark, dass die Zellen das Niveau des umgebenden Epithels überschreiten und in das Bindegewebe der Mucosa eindringen, so erhalten wir den Übergang zu den Epithelzäpfchen . . . Was die Anordnung der Zellen in den Zäpfchen betrifft, so treffen wir hier genau dasselbe Verhalten, wie bei der Vakuolenbildung . . ., was aber das Primäre ist, die Bildung von Hohlräumen oder die Proliferation der Zellen, lässt sich schwer entscheiden. Vielleicht ist die Annahme die wahrscheinlichste, dass zuerst eine ganz begrenzte Zellenproliferation stattfindet, die möglicherweise von einer einzigen Stelle in der Nähe der Oberfläche des Epithels ausgeht. . . . Die Zäpfchen treten nun

ebenso wie die Vakuolen teils einzeln, teils in Haufen auf und nehmen ebenso an Entwickelung und Menge zu, je näher man der Urethra kommt" (S. 98—101).

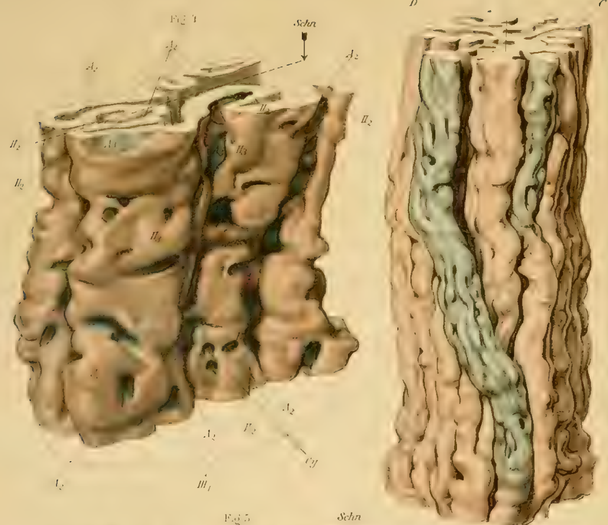
Die hier beschriebenen jugendlichen Zustände von echten Harnblasendrüsen stimmen soweit sie Hohlräume besitzen und mit Sekretkugeln gefüllt sind, in ihrer Form und Lage zur Schleimhaut so sehr mit den von mir beobachteten Gebilden überein, dass diese Analogie meine auf thatsächliche Beobachtungen aufgebaute Deutung der „Cysten" der Autoren als echter Harnröhrendrüsen jugendlicher Art aufs anschaulichste unterstützt. Da Lendorf bei seinen jugendlichen Drüsen nicht immer eine Kommunikation mit dem Harnblasenlumen nachweisen konnte, auch wenn bereits Vakuolisierung und Sekretbildung eingetreten war, so ist scheinbar die Analogie mit den Angaben der Autoren, welche solche Verbindungen auch bei den „Cysten" vielfach vermissten, eine noch grössere als mit meinen Angaben. Ich lasse es dahingestellt, ob nicht in anderen Objekten als in dem von mir rekonstruierten Stück der Schleimhaut des proximalen Harnröhrenabschnittes thatsächlich Kommunikationen des Hohlraumes mit dem Harnröhrenlumen fehlen können oder ob nicht in den Fällen Lendorfs bei plastischer Rekonstruktion wie in meinem Modell B eine, wenn auch versteckte Kommunikation doch nachzuweisen wäre. Ob solide Epithelzäpfchen, wie sie Lendorf unter den Jugendformen der Harnblasendrüsen beim Kinde zahlreich fand, auch in ähnlichen Stadien der subepithelialen tubulo-alveolären Harnröhrendrüsen vorkommen, kann ich zur Zeit nicht entscheiden, da mir solche bei meinem Material nicht zu Gesicht kamen; ich halte es jedoch durchaus für möglich, dass bei geeigneten Stadien von jugendlichen Personen auch in der Harnröhre Derartiges zu beobachten ist[1]).

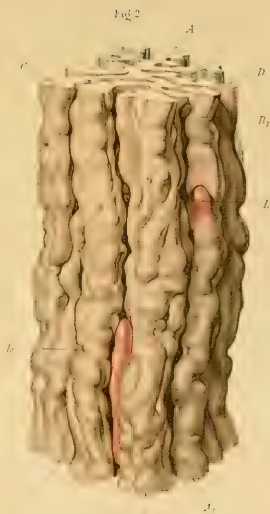
[1]) Bei der Untersuchung eines kleinen von der linken Ureterenmündung entfernten Blasenpapilloms fand ich im Tumor Gebilde, deren histologisches Bild sich mit dem der von Lendorf in der normalen Blasenschleimhaut beschriebenen Drüsen vollkommen deckte. Auch boten sie mit den oben behandelten Bildungen der Harnröhrenschleimhaut eine weitgehende morphologische Übereinstimmung.

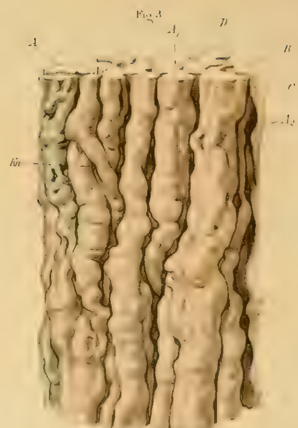
Den subepithelialen tuboalveolären Drüsen stelle ich Gebilde gegenüber, welche ich als „drüsenartige Buchten“ bezeichnen möchte. Ich beginne die Beschreibung derselben mit dem Bilde, welches diese Gebilde auf einem Querschnitt durch die Harnröhre darbieten (Fig. 9, Taf. 13/14). Auf einem solchen fallen innerhalb des Epithelüberzuges der Harnröhre lichter gefärbte Stellen auf, welche Buchten der Harnröhrenwand auskleiden (B). Die Epithelzellen liegen deutlich in einer Schicht, sind niedrig und besitzen einen runden meist basal gelegenen Kern. Die Grenzen zwischen den einzelnen Zellen sind meist deutlich erkennbar.

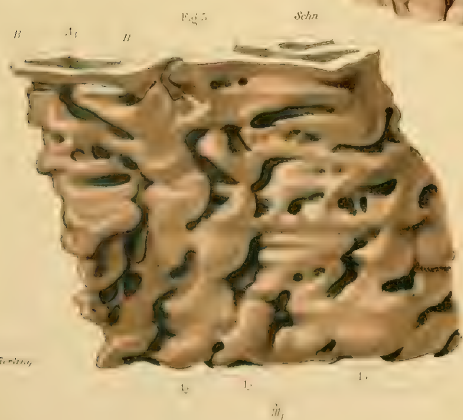
Was die Lage dieser histologisch wohl charakterisierten Partie der Schleimhautoberfläche betrifft, so ist zu bemerken, dass dieselben ausschliesslich in der Tiefe zwischen je zwei Falten zu finden sind, dass sie jedoch stets an der Kuppe der Falte fehlen. Es ist das nicht etwa eine Folge der Schnittrichtung, sondern auch beim Verfolgen der Faltungen der Harnröhrenschleimhaut in der Serie (besonders am Modell) liess sich das gleiche Verhalten feststellen.

An typischen Stellen ist das tinktorielle Verhalten der die Buchten auskleidenden Zellen kaum verschieden von denjenigen Zellen, welche die subepithelialen tubuloalveolären Drüsen bilden. Ausserdem kommen aber Stellen vor, wo das Epithel eine weniger charakteristische Färbung besitzt, wo es vielmehr fast die dunklere Nuance des gewöhnlichen Urethralepithels erreicht. Auch können die Zellen höher cylindrisch (prismatisch) oder niedriger (fast kubisch) sein als in den typischen Fällen. Immer bleibt jedoch die deutliche Einschichtigkeit der Zellen und Einreihigkeit der Kerne charakteristisch genug, um diese Stellen von der Umgebung zu unterscheiden. Die genauere Verteilung dieser Gebilde innerhalb der Harnröhrenschleimhaut werde ich erst im Anschlusse an die Schilderung der Faltungen der Harnröhre beschreiben können. Hier will ich nur kurz auf das Modell B

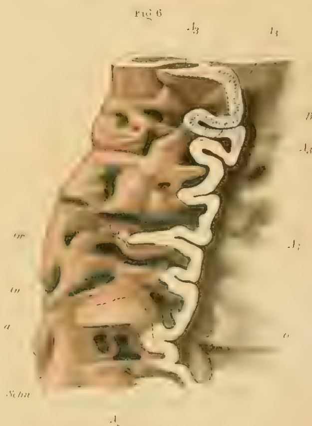












del. A. Viering

Taf. 11/12, Fig. 4, 5, 6, 7 hinweisen, bei welchem allerdings sowohl die tubuloalveolären subepithelialen Drüsen als auch die drüsenartigen Buchten mit blauem Überdruck markiert sind. Da aber die ersteren auf den freien Seitenflächen der Falten, wie oben geschildert wurde, situiert sind, die letzteren jedoch innerhalb der Rinnen liegen, welche zwischen je zwei Falten entstehen, so kann man beide Gebilde bei Betrachtung des Modells leicht voneinander unterscheiden. Die kleinen rundlichen Nischen, welche auf der Modelloberfläche d. h. der dem Lumen der Harnröhre zugewendeten Innenfläche des Epithels für den Beschauer am leichtesten sichtbar sind (einige sind z. B. auf Fig. 4 mit Cy bezeichnet) führen in die tubuloalveolären Drüsen hinein und bilden deren Ausführungsgang (vgl. auch die Detaildarstellung eines Stückes derselben in Fig. 7). Die mehr in der Tiefe gelegenen (z. B. in Fig. 4 u. 5 mit B bezeichneten, in den Rinnen A 2 befindlichen) Stellen sind entweder „drüsenartige Buchten" in ihrem vollen Umfang oder Zugänge zu grösseren Buchten, welche nicht in ihrem ganzen Umfang von dem Lumen der Harnröhre aus sichtbar sind. Man sieht das letztere Verhalten z. B. auf Modell B, Fig. 6 abgebildet; dort ist bei einigen Buchten der grösste Umfang des Lumens durch gestrichelte Linien angedeutet und also auf die Oberfläche des Epithels nach dem Harnröhrenlumen zu projiziert gedacht (Gr). Man sieht, dass die beiden obersten der in dieser Weise dargestellten Buchten (eine mit schwarz und eine mit rot gestrichelter Kontur) ein zur Grösse ihres Gesamtumfanges relativ wenig ausgedehntes Eingangsloch besitzen. Um dieses sichtbar zu machen, ist es bei manchen Buchten notwendig, Stellen der Schleimhaut, welche sich über dasselbe hinweg legen, am Modell abzutragen, wie das in der unteren Partie von Fig. 6 abgebildet ist. Man sieht, wie durch die senkrecht zur Tafelebene gelegene Schnittfläche (Schn) eine Partie der kuppenartig sich vorwölbenden Schleimhautfalte begrenzt ist. Der Unterteil dieser Falte über-

deckte vor Wegnahme des betreffenden Stückes zwei Buchten; die eine, mit E bezeichnet, ist jedoch der Eingang zu einem grösseren Hohlraum, dessen Kontur auch hier durch die punktierte Linie Gr angegeben ist. Es ist noch hervorzuheben, dass die „drüsenartigen Buchten“ nicht die ganze Tiefe einer Rinne auszufüllen brauchen, sondern sehr häufig nur auf einen begrenzten Bezirk derselben sich beschränken (siehe z. B. die oberste Rinne A 3 der vertikalen Schnittfläche in Fig. 6, B; auch Fig. 5 in der links oben gelegenen Rinne A 3 die Stellen B).

Dass es sich in den beschriebenen Gebilden nicht um solche handeln kann, welche in den Formenkreis der subepithelialen tubuloalveolären Drüsen hineingehören, geht aus der topographischen Verteilung hervor. Abgesehen davon, dass die einen an den Seitenflächen der Falten, die anderen in dem Grunde der Rinnen zwischen je zwei Falten situiert sind, ist besonders hervorzuheben, dass die „drüsenartigen Buchten“ nur proximal von der Einmündungsstelle der Cowperschen Drüsen innerhalb der Pars cavernosa zu finden sind.

Ich suchte sie vergeblich in meiner Serie distal von jener Grenze. Stellen, welche in Querschnitten aus derselben aus einschichtigem Epithel zusammengesetzt sind, erweisen sich immer bei Verfolgen der Serie entweder als subepitheliale tubuloalveoläre Drüsen oder als Anschnitte der Ausführungsgänge grösserer Drüsen (submuköse Drüsen), auf welche ich unten noch eingehen werde (Taf. 13/14, Fig. 8). Da nun die tubuloalveolären subepithelialen Drüsen über die ganze Pars cavernosa verteilt und wie auch eben wieder erwähnt speziell kaudal von der Einmündungsstelle der Cowperschen Drüsen zu finden sind, so können wohl kaum die „drüsenartigen Buchten“ etwa, wie man sonst wohl denken könnte, besonderen progressiven Ausgestaltungen jener Drüsen ihre Entstehung verdanken. Man müsste ja sonst erwarten, sie auch distal von der Einmündungsstelle der Cowperschen Drüsen zu finden.

Die grösste Schwierigkeit macht die Entscheidung der Frage, ob es sich um ein echtes Drüsenepithel bei diesen Gebilden handelt. Es spricht dafür, dass die Zellen in den typischen Fällen sich deutlich von den gewöhnlichen Deckepithelien der Harnröhrenschleimhaut unterscheiden und andererseits den Drüsenzellen der subepithelialen tubuloalveolären Drüsen ähnlich sind. Immerhin könnte daran gedacht werden, dass es sich um eine Dehnung des Epithels der Harnröhre in diesen buchtenartigen Räumen handle und dass dadurch sowohl das Aussehen der Zellen in tinktorieller Hinsicht verändert als auch die Lage der Kerne einzeilig und die Form der Zellen niedriger geworden sei im Gegensatz zu dem übrigen Epithelbelag der Harnröhrenwand. Es widerspricht dem jedoch, dass nicht die ganzen Rinnen in gleicher Weise diese charakteristischen Merkmale aufweisen, sondern dass es beschränkte Stellen sind, welche innerhalb der Rinnen liegen und sich erst durch das charakteristische Verhalten des Epithels von dem übrigen Belag dieser Rinnen selbst unterscheiden. Forscht man in der Entwickelungsgeschichte der menschlichen Harnröhre nach der Entstehung dieses Epithels, so findet man ähnlich wie bei den subepithelialen Drüsen, dass in den ersten Lebensjahren noch nichts von denselben zu sehen ist. Es hängt dies mit der Entwickelung der Rinnen und Falten der Schleimhaut zusammen, welche ich im nächsten Kapitel beschreiben werde. Es ist also auch die Entwickelung dieser Gebilde eine exquisit postembryonale. Es giebt nun bei manchen Säugetieren z. B. bei den Murinen grosse Mengen von kleinen Drüsen (höchst wahrscheinlich Schleimdrüsen), welche von der Einmündung der Cowperschen Drüsen an bis zum Colliculus seminalis (Veru montanum, Rauther) die Harnröhre mit einem dichten Besatz umgeben, jedoch kaudal von der Einmündungsstelle der Cowperschen Drüsen fehlen. Es ist dies durch die im wesentlichen übereinstimmenden Angaben vieler Autoren für die ausgebildeten Formen festgestellt.

Stimmen sie in diesem topographischen Verhalten mit den von mir beschriebenen „drüsenartigen Buchten" somit gut überein, so konnte ich andererseits durch Untersuchung einer Schnittserie durch die Harnröhre einer neugeborenen Ratte feststellen, dass keine Spur von diesen Drüsen vorhanden war. Also auch die Art, wie sich diese Drüsen postembryonal entwickeln, stimmt mit jenen überein. Ich glaube deshalb, dass es sich um homologe Gebilde handelt und sehe darin eine Stütze dafür, dass die „drüsenartigen Buchten" in der Harnröhre des Menschen wirkliche Drüsen sind. Bei der ausserordentlichen Faltung und tiefen Rinnenbildung innerhalb des proximalen Schleimhautabschnittes der Pars cavernosa kommt diesen Drüsenflächen vielleicht die Aufgabe zu, durch den Sekretionsstrom eine Stagnation oder Einnistung schädlicher Substanzen auf diesen Stellen zu verhindern. Es wird noch darauf zurückzukommen sein, dass wir allen Grund haben, die betreffenden Rinnen zum Unterschied von den grösseren Rinnenbildungen, welche sich ausgleichen können, als stabil zu betrachten. Aus diesem Grund ist also ganz besonders leicht eine Stagnation möglich und eine Einrichtung zur Verminderung einer solchen begreiflich.

Da mir nur eine ausgedehnte Untersuchung auf vergleichend-anatomischer Basis Aussicht auf eine feste Rubrizierung dieser Gebilde zu versprechen scheint, so habe ich, um nichts zu präjudizieren, ehe eine solche vorliegt, vorläufig den Namen „drüsenartige Buchten" gewählt.

Als dritte Kategorie von diesen Drüsen der menschlichen Harnröhre innerhalb der Pars cavernosa wären hier die grösseren Drüsen anzuschliessen, welche sich in die Submucosa hinein erstrecken und welche ich deshalb als submuköse Drüsen den subepithelialen Drüsen und den drüsenartigen Buchten gegenüberstellen will. Da, wie ich im nächsten Abschnitt zeigen werde, die Cowperschen Drüsen nichts anderes als besonders entwickelte Repräsentanten dieser Gruppe sind, so möchte ich

die submukösen Drüsen im Zusammenhange mit den Cowperschen Drüsen behandeln und deshalb ihre genauere Beschreibung in den zweiten Abschnitt dieser Arbeit verlegen, welcher sich mit den accessorischen Geschlechtsdrüsen und unter diesen vornehmlich mit den Cowperschen Drüsen befassen wird. An dieser Stelle möchte ich nur im Anschluss an die Arbeit von Herzog (1904) und an meine eigenen Beobachtungen einige Bemerkungen über die topographische Verbreitung dieser Drüsen machen. Herzog sagt: „im proximalen Dritteil der Pars cavernosa fehlen die submukösen Drüsen; ich konnte dies sowohl an der Urethra des 2jährigen Knaben wie auch an derjenigen zweier Erwachsener bestätigen". Auch ich konnte in meiner Serie durch den kranialen Abschnitt der Pars cavernosa keine derartigen Drüsen finden. Die Submucosa ist völlig frei von Drüsen. Anders in der Serie, welche dem distal von der Einmündungsstelle der Cowperschen Drüsen gelegenen Abschnitt der Harnröhre entstammt. In diesen sind die submukösen Drüsen auch bei meinem Objekt zahlreich. Immer sind diese Drüsen verzweigt (Textfigur 4 Dr) und mit einer Art von Ausführungsgang versehen. Um vorläufig eine Vorstellung über den Bau derselben hier zu geben, citiere ich Herzogs Darstellung, welcher denselben folgendermassen beschreibt: „Ihre Verzweigung innerhalb des Schwellkörpers kann nicht als traubenförmig bezeichnet werden, indem die 3—4 Tubuli, in die sie sich teilen, nebeneinander liegen bleiben und fast bis zu ihrer Endigung in gestreckte Röhren parallel verlaufen. Einzelne teilen sich gegen ihr Ende hin nochmals, wobei aber die Äste wieder nicht auseinanderweichen. An den Tubuli bemerkt man seitlich einige kleine höckerartige Aussackungen. Der ungeteilte Abschnitt, den man als Ausführungsgang bezeichnen kann, zeigt ein Cylinderepithel, das sich von demjenigen der Urethra dadurch unterscheidet, dass die Zellen gegen das Lumen nicht so scharf und geradelinig begrenzt sind, wie dort und dass ihre Kerne nicht

wie im Harnröhrenepithel in der Mitte der Zellhöhe, sondern basal liegen. Im Drüsenkörper, d. h. in den aus der Verzweigung des Ausführungsganges bestehenden Schläuchen und ihren Aussackungen befindet sich ein ähnliches, aus 12 μ hohen Zellen bestehendes Epithel, mit dem Unterschied jedoch, dass im Protoplasma der Zellen eine ausgesprochene, auf die Drüsenfunktion derselben hinweisende Körnelung besteht (S. 741)". Eingehender diese Drüsen zu beschreiben und speziell die einzelnen Teile derselben zueinander zu behandeln, wird, wie gesagt, Aufgabe des zweiten Abschnittes sein.

Im Anschluss an diese Darstellungen der drei Kategorien von Drüsen der Pars cavernosa möchte ich die einschlägige Litteratur kritisch besprechen und dadurch die kurze Zusammenfassung derselben auf S. 76 ergänzen. Obgleich ich, wie aus dem Vorhergehenden ersichtlich geworden ist, die Unterscheidung der meisten Autoren zwischen „Cysten" und „intraepithelialen Drüsen" nicht anerkennen kann, will ich doch bei der Besprechung der Litteratur alle diejenigen Angaben voranstellen, welche sich auf die „Cysten" und deren Deutung beziehen und dabei jedesmal die Beziehung zu meiner Darstellung und Auffassung der betreffenden Gebilde hinzufügen. Auf diese Weise hoffe ich in den Stand gesetzt zu sein, eine Sichtung der vielfach auseinanderweichenden Beschreibungen und Deutungen an der Hand der meiner eigenen Darstellungen zu Grunde liegenden Gliederung der vorkommenden Drüsen zu erzielen.

Die vorläufige Mitteilung von Klein und Groschuff (1896) weist auf die weibliche Urethra als auf Fundort von intraepithelialen Drüsen hin, und zwar soll nach diesen Autoren die Urethra von Kindern im Alter von 1—3 Jahren eine äusserst grosse Anzahl derselben enthalten. Man findet in diesem Alter das Epithel der Urethralschleimhaut geradezu durchsetzt von solchen becherförmigen Einzeldrüsen; oft zählt man 30—40 in einem Querschnitt. Sie haben eine ziemlich verschiedene Grösse,

so dass ihr Durchmesser zwischen 20 und 50 μ schwankt. Sehr häufig sind Formen, die in der That mit Geschmacksknospen durch den engen, etwas zugespitzten und prominierenden Porus und den Mangel eines deutlichen Lumens eine grosse Ähnlichkeit haben; aber man findet auch alle Übergangsstufen bis zu weit offenen und dann gewöhnlich sekretgefüllten Formen, die durchaus den Eindruck von Drüsenalveolen machen — aber von solchen eben dadurch verschieden sind, dass sie keinen eigenen Ausführungsgang haben, überhaupt keinem grösseren Drüsensystem angehören, sondern als solitäre, selbständige Drüsen ihr Sekret offenbar direkt auf die Oberfläche der Urethralschleimhaut ergiessen" (S. 198—199). Dass sie Ergebnisse pathologischer Prozesse wären, halten Klein und Groschuff infolge ihres Vorkommens in „völlig intaktem" Urethralepithel und weil, wie es auch aus ihren Abbildungen ersichtlich ist, die Epithelien der fraglichen Bildungen eine regelmässige Anordnung besitzen, für ausgeschlossen. Sie lassen die Frage, ob sie sekretorische oder auch nervöse Bildungen sind, offen. Im letzten Falle könnten sie mit dem Reflexe der Auslösung der Harnentleerung in irgend welchem Zusammenhange stehen, doch bemerken sie noch zu guterletzt, dass die drüsige Natur derselben bis jetzt histologisch begründeter erscheint.

Abgesehen von der seitens dieser Autoren ausgeführten Möglichkeit, es könne sich um Nervenendorgane oder Sinnesknospen handeln, hat sich die von ihnen als wahrscheinlich bezeichnete Möglichkeit, es lägen „intraepitheliale Drüsen" vor, durch meine Befunde und die daraus abgeleiteten Auffassungen bestätigen lassen. Denn die Gebilde, welche Klein und Groschuff beschrieben, sind „Cysten", welche sich bei meinem Material durch Nachweis ihres genaueren histologischen Verhaltens und genetischen Zusammenhanges mit grösseren Drüsen als Vorstufen der tubulo-alveolären subepithelialen Drüsen erweisen liessen.

v. Ebner (1902) erwähnt die „Cysten" bei der Besprechung des histologischen Baues der Schleimhaut der männlichen Urethra als „rundliche oder elliptische cystenartige Hohlräume von 16—40 μ Durchmesser, welche unmittelbar von den zur Seite gedrängten Epithelzellen begrenzt und entweder von einem Gerinnsel oder von einer in Eosin sich färbenden homogenen kolloidartigen Masse erfüllt sind" (S. 482). Sie sollen in der Pars prostatica ihre massigste Vertretung finden. Was die Genese dieser „Cysten" anbelangt, vermutet v. Ebner, dass sie mit der Unterbrechung der Metaplasie des Harnröhrenepithels im Degenerationsstadium zusammenhängen. „Eine wesentliche Stütze dieser Vorstellung sehe ich in dem Befunde, dass ausnahmsweise ein in der Degeneration befindlicher Zellkern, umgeben von wenig, von Eosin tingierbarer Substanz oder auch noch eine wohlerhaltene Zelle mit Kern in der Cyste eingeschlossen ist." Andererseits kann dieser Autor nicht umhin, die grosse Drüsenähnlichkeit einzelner dieser Gebilde zur Grundlage einer Deutung derselben zu machen. „Viele derselben nämlich sind an jenem Segmente ihres Umfanges, welches der Schleimhaut zugewendet ist, mit Cylinderzellen ausgekleidet, welche mit ihrer Längsachse in der Richtung der Radien der Cyste orientiert sind und durch ihr Aussehen Drüsenzellen, wie sie in den accessorischen Prostatadrüsen sich finden, sehr ähnlich sind. In solchen Cystchen findet man auch häufig dieselben ganz erfüllende Kolloidmassen. Denkt man sich, dass solche Cysten an die Oberfläche rücken und sich eröffnen, so würden auf diesem Wege echte intraepitheliale Drüsen entstehen können" (S. 493). v. Ebner fand die Cysten bei 15- und sogar bei 9jährigem Knaben und „bemerkt, dass sicher „Cysten" existieren, welche ihr Zustandekommen einem degenerativen Prozess verdanken, was durch die Zeichen der Chromatolyse als bewiesen erscheint, und zwar im Utriculus prostaticus und in den Epithelien der sich in denselben ergiessenden Drüsen."

Wenn ich von den zuletzt erwähnten Zuständen absehe und mich auf die Pars cavernosa beschränke, so kann ich nicht zugeben, dass es sich in den von v. Ebner geschilderten Gebilden um degeneratives Material handelt. Gelegentlich vorkommende absterbende Zellen innerhalb des Drüsencoagulums werden doch häufig in zweifellosen Drüsen gefunden, ohne dass damit bewiesen wäre, dass das Drüsengewebe in Degeneration begriffen wäre. Auch konnte ich zeigen, dass schon die „Cysten“ den Charakter von Drüsen mit Ausführungsgang in meinem Material besitzen und an grösseren Gebilden auswachsen können (subepitheliale Drüsen). Darin teile ich allerdings v. Ebners Auffassung, dass die Drüsen nach der Oberfläche zu sich erweitern und eröffnen können; aber für mich sind das solche Jugendformen der tubulo-alveolären subepithelialen Drüsen, welche den ausgebildeten Zustand nicht erreichen, vielmehr durch diesen Prozess, im Niveau der Schleimhaut angelangt, verschwinden.

Dasselbe habe ich Paschkis (1903) gegenüber zu bemerken, soweit sich dieser Autor v. Ebner anschliesst. Da Paschkis diese Drüsen zum Gegenstand eines spezialen Studiums machte, berichtet er ausführlich über dieselben. Ihren Inhalt beschreibt er als eine „mit Eosin sich intensiv färbende, homogene Masse“; seltener fand er Zell- und Kernreste oder mit Mucikarmin sich färbende Schollen darin. Am zahlreichsten kamen die „Cysten“ wohl in der prostatischen Harnröhre vor, doch vermisste er sie auch in der Pars membranacea und cavernosa nicht. Er machte die Beobachtung und dazu kam er durch Vergleichung der von ihm untersuchten verschiedenen Altersstufen — dass die Menge der Cysten mit dem zunehmenden Alter immer geringer wird. Er schliesst, indem er erklärt, dass er „die Möglichkeit des Entstehens der Cystchen sowohl durch Zugrundegehen von Zellen als auch durch Sekretion (?)“ annehmen muss.

„Das Vorkommen der zahlreichen intraepithelialen Drüsen bei

Erwachsenen im Gegensatz zu ihrer geringen Zahl bei Kindern und das die Cystchen betreffende umgekehrte Verhältnis möchte ich in Zusammenhang bringen und die Entwickelung resp. Vermehrung der intraepithelialen Drüsen mindestens zum Teil auf die Cystchen zurückführen.“

Aus dem letzten Passus der citierten Ausführungen geht hervor, wie ähnlich mein Schlussresultat demjenigen Paschkis’ ist. Mein Ergebnis unterscheidet sich jedoch darin von Paschkis Schlüssen, dass ich die subepithelialen Drüsen nicht auf einem geschwächten degenerativen Boden entstehen lasse wie es die „Cysten“ nach v. Ebner und Paschkis thun sollen, sondern aus lebenskräftigem, aktiven Material. Denn die „Cysten“ sind nichts anderes als bereits secernierende Jugendformen solcher Drüsen.

Auch Eberth (1904) äussert sich über diese Gebilde und verlegt die Prädilektionsstelle ihres Vorkommens in die Pars cavernosa und zwar in die Fossa navicularis. Da „erscheint das Epithel oft von hellen runden Lücken unterbrochen. Sie entstehen durch Vakuolisierung der Epithelzellen. Indem kleinere Vakuolen zu grösseren zusammenfliessen, wird der Kern zur Seite gedrängt und in ein unregelmässiges zackiges Gebilde verwandelt; die Zelle selbst erscheint als eine helle, runde Blase, deren wasserklarer Inhalt einige Kolloidklümpchen und Häufchen feinkörnigen Materials enthält. Diese Blasen öffnen sich später in die Lichtung. Diese cystenartigen Hohlräume im Cylinderepithel der Harnröhre treten schon sehr früh bei der Umwandlung des geschichteten Cylinderepithels im Plattenepithel auf.

Diese Umwandlung des Epithels beginnt mit einer blasigen Quellung der Epithelien der mittleren Schicht und zunächst mit einer Verflüssigung des centralen Zellabschnittes. Mit der fortschreitenden Quellung werden die oberflächlichen Cylinderzellen ohne wesentliche innere Veränderung unter Abplattung emporgehoben und endlich abgestossen“ (S. 182). Ausserdem

erwähnt Eberth noch das Vorkommen von „Cysten“ in der Pars prostatica. Dieselben unterscheiden sich von den vorerwähnten durch die Auskleidung des der Schleimhaut zugekehrten Segmentes ihres Umfanges mit radiär angeordneten Cylinderzellen und einen kolloidalen Inhalt. „Treten diese Cysten an die Oberfläche und öffnen sich, machen sie leicht den Eindruck von intraepithelialen Drüsen“ (S. 182). Eberth giebt ausserdem an, dass es im Epithel der Ductus efferentes, der Coni und des Kanales des Nebenhodens in ähnlicher Weise zur Bildung von „Cysten“ kommt wie im Epithel der Harnröhrenschleimhaut. „Die Begrenzung dieser Hohlräume wird von platten Zellen gebildet. Später aber, wenn diese Hohlräume sich in die Kanallichtung geöffnet haben, „bekleiden sie sich ziemlich vollständig mit Flimmerepithel (Ductus efferens und Coni vasculosi) oder mit dem Epithel der Nebenhodenkanälchen (Ductus epidydimis)“ (S. 45).

Indem Eberth den Zusammenhang der „Cysten“ mit intraepithelialen Drüsen anerkennt, aber letztere infolgedessen offenbar auch zu den cystenartigen Bildungen zählt, vermeidet er allerdings eine Vermengung sich rückbildender, degenerativer Gebilde mit funktionierenden Organen und bleibt sich insofern konsequent. Von meiner Auffassung ist die Eberthsche Darstellung dagegen am weitesten entfernt. Denn, wie schon häufiger betont, „Cysten“ und „intra- sowie subepitheliale Drüsen“ sind nur verschiedene Ausbildungsstadien derselben progressiven Reihe von tubulo-alveolären subepithelialen Drüsen der Pars cavernosa.

Während die bisher referierten Angaben der Litteratur sich mit „Cysten“ beschäftigten, also Gebilden, deren echte Drüsennatur erst durch meine Untersuchungen erwiesen werden musste, haben die jetzt folgenden das Gemeinsame, dass die betreffenden Autoren in der Beurteilung der beschriebenen Gebilde als wirklicher Drüsen einig sind. Wie wir sehen werden sind aber die

verschiedenartigsten Zustände von Drüsen den Beschreibungen zu Grunde gelegt.

Robin und Cadiat (1874), die sich zuerst eingehend mit den Drüsen der Urethra beschäftigt haben, beschreiben zwar „Follicules glandulaires“, diese entsprechen jedoch ungefähr meinen Falten dritter Ordnung, die zwar, wie wir gesehen haben, Träger von drüsenartigen Buchten sind, aber doch nicht komplett solche darstellen. Es ist aber sowohl aus der Beschreibung der französischen Autoren, wie aus ihren Abbildungen ersichtlich, dass sie von den drüsenartigen Buchten selbst keine Kenntnis hatten. Sie schildern ihre „Follicules glandulaires“ wie folgt: „Quelle que soit la région qu'ils occupent, ces follicules glandulaires presentent deux variétés principales de forme. Les uns tout des simples sacs cylindriques et parfois un peu renflis au fond, longs de 0,06 mm à 0,25 mm sur une largeur de 0,03 mm à 0,09 mm. Les autres de profundeur égale, ou un peu plus grand, à conduit excréteur et orifice de même largeur, ont leur fond renflè et sont bi ou trilobés, ce qui leur donne des formes assez diverses et parfois élégantes“.

v. Ebner (1902) hat, wie ich glaube, die von mir „drüsenartige Buchten“ genannten Gebilde im Auge, wenn er folgendermassen schreibt: „Da und dort findet man im Cylinderepithel der Schleimhautoberfläche Gruppen von Zellen, welche durch ihren grösseren Querschnitt, ihr helles Aussehen, durch ihre vakuolisierte Beschaffenheit und durch das an fixierten Präparaten oft deutliche Hervortreten geronnener Sekretmassen sich als Drüsenzellen charakterisieren“ (S. 483). Ferner berichtet er von diesen Zellen, dass sie bei entsprechender Tinktion gar oft die Schleimreaktion zeigen. Ihrer Lage nach sind sie von den umgebenden Zellen nicht verschieden, „doch zeigt sich in der Regel eine seichte Einbuchtung des ganzen Epithels an der Stelle, wo sie vorkommen. Besonders häufig finden sich diese intraepithelialen Drüsen in den tieferen Buchten der Schleim-

haut. Seltener findet man unter gewöhnlichen Cylinderzellen einzelne Drüsenzellen, welche den typischen Charakter von Becherzellen zeigen" (S. 483).

Paschkis stellt in seiner Arbeit (1903) als intraepitheliale Drüsen ganz andere Gebilde dar als die soeben nach v. Ebner referierten, von mir als „drüsenartige Buchten" bezeichneten Erscheinungen. Er beschreibt seine Drüsen so, „dass das Epithel der Harnröhre an einer Stelle eine Einbuchtung zeigt. Die diese auskleidenden Zellen unterscheiden sich von den anderen Epithelzellen durch ihre Grösse, ferner durch ihre radiäre Anordnung, um eine kleine, mit dem Harnröhrenlumen mittelst eines schmalen Spaltes in Verbindung stehende Öffnung, endlich durch das Vorhandensein eines fädig oder wabenartig geronnenen Sekretes, welches Schleimreaktion giebt". ... Die Zahl der die Drüse bildenden Zellen scheint wechselnd zu sein; gewöhnlich sind es 6—8 auf einem Schnitte. ... Die Anzahl der Drüsen „ist sehr wechselnd, unzweifelhaft aber bei Erwachsenen weit grösser als bei jugendlichen Individuen" (S. 336).

Nach dieser Darstellung und später noch zu citierenden Zusätzen zu derselben ist es mir nicht zweifelhaft, dass Paschkis hier meine subepithelialen tubulo-alveolären Drüsen vor Augen hat und zwar diejenigen Formen, bei welchen er eine Kommunikation des Lumens nach aussen sah.

Sie sollen nach Paschkis auch an den Morgagnischen Lakunen vorkommen. Es wird dies dadurch begründet, dass der Autor zunächst von der Ähnlichkeit des Epithelüberzuges dieser Lakunen mit demjenigen der Urethra ausgeht und dann auf die Analogie der Lakunen mit Drüsenausführungsgängen und mit bei solchen vorhandenen Drüsen sich stützt. Er drückt sich selbst so aus, dass er diese Ansicht vertrete „in Anbetracht des Umstandes, dass die Lakunen nur als die Ausführungsgänge der Urethraldrüsen funktionieren und in Drüsenausführungsgängen schon mehrfach intraepitheliale Drüsen gefunden worden

sind“ (S. 336). Ich kann jedoch Paschkis darin nicht Recht geben, dass die Morgagnischen Lakunen Ausführungsgänge der Urethraldrüsen seien und werde dies im dritten Kapitel dieses Abschnittes und ferner im zweiten Abschnitt dieser Arbeit näher begründen. Paschkis fährt fort: „Gleichwie das Vorkommen der anderen Drüsen der Urethra auf die dorsale und beide seitlichen Wände beschränkt ist, sind auch die intraepithelialen Drüsen so verteilt und nur ausnahmsweise an der Unterseite zu finden. In manchen Präparaten beobachtete ich ferner eine Verschleimung der oberflächlichen Epithelzellen der Urethra und der Lakunen“ (S. 336). Er fand die von Aschoff und v. Ebner erwähnten einzelnen Becherzellen in Präparaten, die von einem fünf Monate alten Kinde herstammten, reichlich vor. Über die Topographie der intraepithelialen Drüsen erwähnt er, dass sie „am zahlreichsten in der Pars cavernosa und in dieser wieder . . . reichlicher in der Mitte als am Anfangsteil und gegen dem Bulbus zu“ (S. 337) zu finden sind. „In letzterem selbst sind sie spärlich, um im membranösen Teil an Zahl wieder zuzunehmen; sie sind auch in der Pars prostatica in mässiger Menge noch vorhanden“.

Soweit Paschkis über diejenigen Gebilde, welche ich alle als jugendliche Formen subepithelialer tubulo-alveolärer Drüsen zusammenfasse.

Der Autor unterscheidet aber auch noch andere Formen, indem er sagt:

„Ausser diesen wirklichen Drüschen fand ich oft, besonders bei jugendlichen Individuen Einbuchtungen des Epithels, deren begrenzende Zellen zwar keinen schleimigen Inhalt besassen, sich aber durch ihre Grösse, der ganz basal stehenden länglichen Kerne und ihre Anordnung von den anderen Epithelzellen unterscheiden. Es ist wohl keine Frage, dass diese Kapseln nichts anderes sind als intraepitheliale Drüsen in „Funktionsruhe“ (S. 337). Nach meiner Auffassung sind dies jedoch keine

ruhenden Drüsen, sondern solche Stadien der oben beschriebenen Formenreihe, welche rein intraepithelial liegen. Vielleicht hat Paschkis hier teilweise auch meine „drüsenartigen Buchten“ vor sich gehabt, also dieselben Bildungen, welche v. Ebner beschrieb.

Herzog (1904), dem es hauptsächlich um die Richtigstellung entwickelungsgeschichtlicher Thatsachen zu thun war, erwähnt bei der Besprechung des Harnröhrenepithels, dass er „Stellen in der Urethra fand, wo das Epithel bei Ermangelung aller Ersatzzellen buchstäblich als einschichtig sich darstellte“. Solche Stellen traten ihm namentlich in der Pars membranacea und dem hinteren Abschnitt der Pars cavernosa beim Erwachsenen entgegen. Ich habe meine Ansicht über diese Angaben bereits S. 72 mitgeteilt.

Schliesslich habe ich hier noch Eberth zu referieren, welcher allerdings eine exceptionelle Stellung einnimmt und deshalb eigentlich nicht in diese Gruppe von Autoren hineingehört. Er sagt: „Die zahlreichen einfachen und zusammengesetzten leistenförmigen Erhebungen der Schleimhaut erzeugen entsprechende, teils verzweigte, blind endigende, schlauchförmige, drüsenähnliche Falten des Epithels. Daneben finden sich aber auch seichte, schmale Einbuchtungen des mehrschichtigen Epithels, deren Grund nur wenig die äussere Epithelgrenze der Umgebung überragt. Beide, sowohl die ausgesprochen schlauchförmigen wie die seichten und schmalen Grübchen sind von dem gleichen mehrschichtigen Epithel wie die übrige Schleimhaut eingefasst und sind als Falten und Grübchen (Lacunae [Morgagni]) zu beschreiben (S. 182)“. Er unterscheidet infolgedessen bei den Drüsen der Harnröhre nur zwei Gruppen und zwar intraepitheliale einzellige, und grössere alveoläre Drüsen.

Eberth gegenüber muss ich jedoch darauf hinweisen, dass ganz sicher das Epithel der „drüsenartigen Buchten“, welche der Autor offenbar bei seiner Beschreibung meint, keineswegs „mehrschichtig“ und dem übrigen Harnröhrenepithel

„gleich“ ist. Warum derselbe speziell „drüsenartig“ von mir genannt wurde, habe ich früher ausführlich begründet. Ich halte es deshalb nicht für gerechtfertigt, diese Bildungen mit den Lacunae Morgagni zusammenzuwerfen, da letztere in der That von gewöhnlichem Deckepithel ausgekleidet sind. Sie werden im dritten Kapitel dieses Abschnittes beschrieben werden.

Zusammenfassung. Die Drüsen der Pars cavernosa urethrae gliedern sich in drei Kategorien:

1. Subepitheliale tubuloalveoläre Drüsen. Die Jugendformen derselben liegen vielfach intraepithelial, besitzen aber bei meinem Material stets eine wenn auch häufig sehr feine Kommunikation mit dem Harnröhrenlumen. Sie werden von den meisten Autoren als „Cysten“ bezeichnet und vielfach für degenerierende vom Harnröhrenlumen abgeschnittene Partien der Schleimhaut gehalten. Ich fasse sie als progressive Bildungen auf, welche im entwickelten Zustand frei in die bindegewebige Unterlage des Epithels hineinragen, aber dabei doch immer klein und der Epithelgrenze benachbart sind: subepitheliale Lage. Höchst wahrscheinlich erreichen nicht alle Jugendformen dieser Kategorie eine so hohe Ausbildung; vielmehr gleichen sich die meisten schon nach Erreichung der intraepithelialen Vorstufen aus, indem sie sich mit breiter Kommunikation öffnen und so in das Niveau der Schleimhaut hineingeraten. Diese Drüsenart findet sich über die ganze Pars cavernosa ziemlich gleichmässig verteilt.

2. Drüsenartige Buchten. Dieselben besitzen einen irregulären Bau, in typischen Fällen ein den vorigen ähnliches Epithel, und sind wahrscheinlich viel deutlicher entwickelten (als Schleimdrüsen erkennbaren) Bildungen bei anderen Wirbeltieren (Murinen) homolog. Sie kommen

nur in dem proximal von der Einmündung der Cowperschen Drüsen gelegenen Abschnitt der Pars cavernosa vor.

3. Submuköse Drüsen. Dieselben ragen zum Unterschied gegenüber Gruppe 1 und 2 bis in die Submucosa der Schleimhaut vor. Sie kommen nur in dem distal von der Einmündung der Cowperschen Drüsen gelegenen Abschnitt der Pars cavernosa vor.

3. Die Faltungen der Urethralwand.

Die Faltung der Harnröhrenwand hat bisher nur geringe Berücksichtigung seitens der Autoren gefunden. Allein Kuznitzky (1898) hat eine systematische Beschreibung der Faltungen bei älteren Embryonen des Menschen und der Falten innerhalb der Pars prostatica des Erwachsenen gegeben. Da sich alle neueren Autoren auf die Ausführungen Kuznitzkys beziehen und dieselben fast wörtlich übernommen haben, begnüge ich mich mit der Wiedergabe der Untersuchungsergebnisse dieses Autors, soweit dieselben für uns von Wichtigkeit sind. Da, wie wir noch sehen werden, viele der Falten der Pars cavernosa erst postembryonal entstehen und die Pars prostatica des Erwachsenen infolge der straffen Spannung der Schleimhaut innerhalb derselben nicht ohne weiteres mit der Pars cavernosa, welche unter ganz anderen mechanischen Bedingungen steht, zu vergleichen ist, so werden wir von vornherein nicht erwarten können, vieles Detail, welches die Faltung der Pars cavernosa des Erwachsenen zeigt, bei Kuznitzky beschrieben zu finden. Aus der Betrachtung der Modelle von Kuznitzky ergiebt sich, dass die ruhende Urethra in ihrem ganzen Verlauf nur ein virtuelles Lumen besitzt. Was die Form und Stellung desselben angeht, so stellt sich dasselbe „vom Orificium externum aus“ dar als „ein vertikaler Spalt bis kurz hinter die Glans, von da ab bis in die Nähe der Symphyse eine dorsalwärts konkave

Rinne. In der Perinealkrümmung (beim Durchtritt zwischen den Schambeinästen) wieder ein vertikaler Spalt, der dann in der Pars membranacea anfängt, sich wieder in eine Rinne umzuwandeln, deren Konkavität aber (im Gegensatz zur Pars pendula) ventralwärts gerichtet ist. Diese ventrokonkave Rinnenform erhält sich bis zum Orificium internum". „Bei der Anordnung der feineren Schleimhautfalten scheint die individuelle Variation einen etwas grösseren Spielraum zu beanspruchen". Querfalten findet der Autor nicht.

a) Falten und Rinnen der Harnröhrenschleimhaut (sowie Lakunenbildungen) proximal von der Einmündungsstelle der Cowperschen Drüsen.

Einen Einblick in die Faltung der Harnröhrenwand dieses Abschnittes gewähren die beiden Modelle A Taf. 11/12, Fig. 1—3 und B Taf. 11/12, Fig. 4—6. In beiden sind die Faltungen des Epithels dargestellt und zwar in Modell A die Falten derjenigen Fläche des Epithelbelages, welche nach dem Bindegewebe zu gelegen ist (basale Fläche), in Modell B die Falten vornehmlich der das Lumen der Harnröhre abgrenzenden Epitheloberfläche. Doch ermöglichen die Durchschnitte des Modelles B gleichzeitig auch einen Einblick in die Konfiguration der basalen Epithelfläche eben an diesen Stellen. Um beide Begrenzungsflächen des Epithels klar aufeinander beziehen zu können, ist es am zweckmässigsten von einem der Querschnittsbilder auszugehen, welche zum Aufbau der Modelle benutzt wurden. In Textfigur 3 ist das Epithel der Schleimhaut auf einem solchen Querschnitt mit seiner äusseren und inneren Kontur genau wiedergegeben und die Dicke des Epithels durch die schwarze Farbe hervorgehoben. Die obere Schnittfläche des Bildes der Fig. 1, Taf. 11/12 entspricht (mit perspektivischer Verkürzung) der Stellung des in der Textfigur 3 abgebildeten Harnröhrenquerschnittes. Es sind

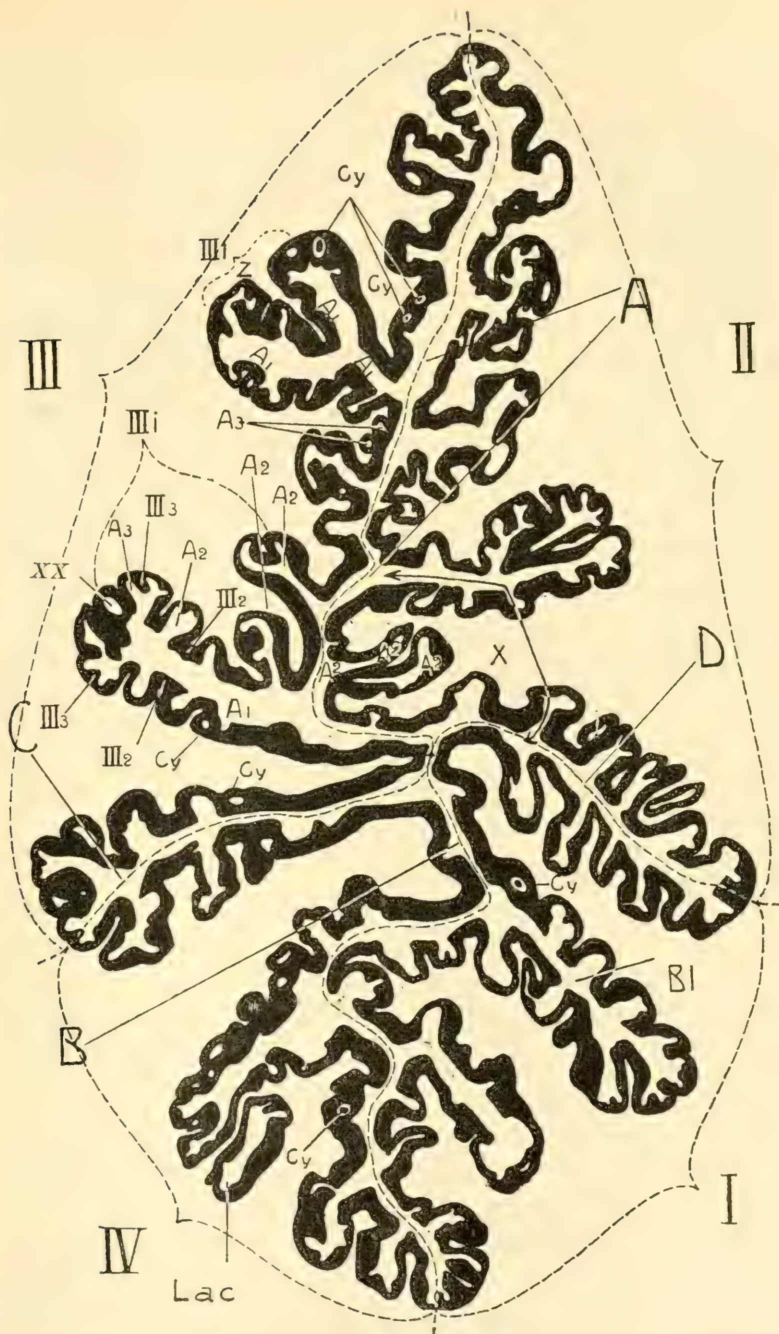


Fig. 3.

In dieser Figur ist der Schnitt durch ein Versehen leider gerade umgekehrt orientiert, wie er sein sollte, so dass in der Wirklichkeit oben nach unten und rechts nach links gehört. Die Beschreibung im Text ist auf die richtig gestellte Figur zu beziehen. Figur 4 steht richtig und folglich mit 180° zu Figur 3 gedreht.

auf dem Modell im Vordergrund die ebenfalls abgeschnittenen „Ausführungsgänge“ der Cowperschen Drüsen dargestellt. Fig. 2, Taf. 11 12 zeigt das Modell wie an der Lage dieser Gänge (durch blauen Überdruck hervorgehoben) kenntlich ist, gerade von der entgegengesetzten Seite, also so, dass der Querschnitt um 180° gedreht gegenüber dem in Textfigur 3 abgebildeten Schnitt erscheint. Eine Mittelstellung zwischen den in Fig. 1 und Fig. 2 abgebildeten Positionen nimmt das Modell in Fig. 3, Taf. 11/12 ein und zwar, wie wiederum aus der Lage der Cowperschen Gänge ersichtlich ist, eine derartige, dass die in dem Querschnittsbild der Textfigur 3 auf der rechten Seite dargestellte Partie der Epithelbedeckung sich dem Beschauer zuwendet. Das Modell B stellt nur einen kleinen Teil des im Modell A zur Wiedergabe gelangten Epithelbelages der Harnröhre dar, aber in sehr stark vergrössertem Massstabe, und zwar aus der linken Hälfte des in Textfigur 3 abgebildeten, Querschnittes. Die betreffende Stelle ist in Textfigur 3 mit einer Kontur umgeben und mit x bezeichnet. Fig. 4, Taf. 11/12 zeigt das Modell so, dass die betreffende Partie des Querschnittes der Textfigur 3 auf der oberen Schnittfläche in der Verkürzung kenntlich ist. Es wurde dieses Modell so durchschnitten, dass die von der Kuppe der Falte (von links her) sich einbuchtende Rinne zugänglich wurde. Die Schnittrichtung ist in Fig. 4, Taf. 11/12 durch die Linie Schn angegeben. Wurde nun nach der Durchschneidung des Modells die vordere Hälfte, welche in Fig. 4, Taf. 11/12 vornehmlich abgebildet ist, entfernt, so lag die vertikale Schnittfläche und die hintere Wand der bis dahin verdeckten Rinne frei vor Augen. Dieses Bild stellt Fig. 6, Taf. 11/12 dar. Fig. 5, Taf. 11/12 zeigt dasselbe hintere Stück wie das in Fig. 6 abgebildete, jedoch um 180° gedreht, so dass jetzt die in Fig. 4 nicht sichtbare hintere Wand der Falte frei vor Augen liegt. Die vertikale Schnittfläche, welche in Fig. 6 zuvorderst liegt, ist in Fig. 5 zu hinterst gelegen und verdeckt (Schn).

Es ist nun ohne weiteres klar, dass das Relief der Innen- und Aussenfläche des Epithels in einem bestimmten Verhältnis zueinander steht, da es sich an den meisten Stellen um eine Faltung der Schleimhaut im ganzen handelt, und zwar erscheint das, was nach dem Inneren der Harnröhre zu sich vorwölbt, von aussen her gesehen als Einbuchtung und umgekehrt. Da naturgemäss die nach dem Lumen sich zuwendende Fläche die wichtigste ist, so werde ich bei der Beschreibung von dieser ausgehen und vor allem die gewöhnlichen Bezeichnungen so anwenden, dass sie für denjenigen gelten, welcher die Harnröhrenwand von dem Lumen aus betrachtet. Ich nenne alle Vorsprünge nach dem letzteren zu Falten und die Vertiefungen zwischen denselben Rinnen. Die bei Betrachtung der Aussenfläche des Epithels den Falten entsprechenden Buchten nenne ich Einschnitte, die den Rinnen entsprechenden Wölbungen nenne ich Vorsprünge der Aussenfläche. Die Einschnitte der Aussenfläche sind also das negative Bild der Falten der Innenfläche und die Vorsprünge der Aussenfläche das negative Bild der Rinnen der Innenfläche. Die Beschreibung der Falten gilt deshalb im allgemeinen, wenn man das Positive ins Negative überträgt, ohne weiteres auch für die Einschnitte und ebenso die Beschreibung der Rinnen für die Vorsprünge.

Verbinden wir in dem Querschnitt der Textfigur 3 die entlegensten Punkte der Rinnen mit einer Linie, so hat diese ungefähr die Gestalt eines Eies, welches mit der Spitze nach unten und mit dem stumpfen Ende nach oben gelegen ist[1]). Die vermutliche Ursache dieses Verhaltens wird in der Art der Suspension des Epithelschlauches zu suchen sein.

---

1) Die Richtungen bei dem Querschnitt der Harnröhre werden im folgenen durch unten, oben, rechts und links bezeichnet werden. Dabei entspricht oben dem Dorsum des Penis nach der üblichen Bezeichnung. Die eigentlich dorsale Wand der Harnröhre, d. h. die Fortsetzung der dorsalen Wand der Pars prostatica und membranacea innerhalb der Pars cavernosa entspricht also der unteren, die eigentlich ventrale der oberen, gewöhnlich als Dorsum bezeichneten Fläche des Penis.

Entsprechend den vier entferntesten Punkten dieses Ovoids finden wir die Spitzen von vier grossen Rinnen (Textfigur 3). Ich bezeichne dieselben als Haupt- oder Grundrinnen A, B, C, D. Die zwischen diesen Rinnen gelegenen Falten, welche ihrerseits wieder ebenso wie die Rinnen in zahlreiche noch zu beschreibende Unterabteilungen zerfallen, nenne ich in ihrer Gesamtheit Haupt- oder Grundfalten und bezeichne sie mit I, II, III, IV. Die Hauptrinnen und Hauptfalten zeigen in allen Schnitten der Serie ein annäherend symmetrisches Verhalten und werden nirgends vermisst. Sie laufen also durch das ganze Stück der Harnröhre hindurch, was auch aus den Abbildungen Fig. 1—3, Taf. 11/12 ersichtlich ist. Zwei von den Hauptrinnen erstrecken sich nach den beiden Seiten, eine nach oben und eine nach unten. Der Kreuzungspunkt der vier Hauptrinnen fällt etwas unterhalb der Grenze zwischen oberem und mittlerem Drittel der Längsachse des Ovoids. Die seitlichen Hauptrinnen biegen sich ein wenig nach oben und nähern sich dadurch der Längsachse des Ovoids unter einem Winkel von ca. 60°. Dieselbe Richtung besitzen, wie hier schon hervorgehoben werden soll, die weiter nach oben gelegenen kleineren Rinnen und Falten, auf welche ich gleich noch eingehen werde. Die von den seitlichen Hauptrinnen weiter nach unten gelegenen kleineren Rinnen zeigen auch das Bestreben sich der Längsachse des Ovoids zu nähern, indem sie einen nach unten spitzen Winkel mit derselben, allerdings in sehr variablem Maasse und durchaus nicht immer bilden. Die Tendenz aller seitlichen Rinnen ist also die, sich möglichst der Richtung der oberen und unteren Hauptrinne anzuschmiegen. Dadurch kommt die für die verschiedene Tiefe der Rinnen bedingte Eiform des Querschnittes der Harnröhre in noch erhöhtem Maasse zur Geltung.

Bei einer genaueren Betrachtung des in Textfigur 3 abgebildeten Querschnittes zeigt sich, dass die von den Hauptrinnen abgehenden kleineren Rinnen und die Unterfalten, in

welche die Hauptfalten durch letztere aufgeteilt werden, eine grosse Komplikation besitzen; denn es zeigen sich im einzelnen in den verschiedenen Partien des Querschnittes sehr verschiedene Bilder. Ich will deshalb zunächst eine bestimmte Seitenrinne mit allen ihren Verzweigungen beschreiben und erst später auf die vorkommenden Variationen zurückkommen. Dabei bezeichne ich die von den Hauptrinnen ausgehenden kleineren Rinnen der Verzweigung derselben folgend als Rinnen 1., 2. und 3. Ordnung (A_1, A_2, A_3 resp. B_1, B_2 etc. je nach der Hauptrinne, von welcher dieselben ausgehen) und ferner die Unterfalten, in welche die Hauptfalten aufgeteilt werden, ebenso als Falten 1., 2. und 3. Ordnung (I_1, I_2, I_3, resp. II_1, II_2 etc. je nach der Hauptfalte, zu welcher dieselben gehören). Gehen wir nun von der obersten Rinne 1. Ordnung auf der rechten Seite der Hauptrinne A aus (Textfigur 3), so sehen wir, dass von ihrem Lumen zahlreiche kleine und grössere Säckchen an den Seiten und am Ende ausgehen. Es sind das die Rinnen 2. Ordnung (A_2 Textfigur 3). Die Wände zwischen diesen Rinnen 2. Ordnung sind die Falten 2. Ordnung (III_2 Textfigur 3). Von den Rinnen 2. Ordnung gehen in den meisten Fällen abermals kleinere Buchten aus: die Rinnen 3. Ordnung (A_3 Textfigur 3). Die Wände zwischen diesen Rinnen 3. Ordnung wären als Falten 3. Ordnung zu bezeichnen; doch zeigt sich, dass der Einbuchtung des inneren Konturs keine Ausbuchtung der Basalfläche des Epithels entspricht. Die Zwischenwände sind also keine Falten, sondern solide L e i s t c h e n (III_3 Textfigur 3). Schliesslich ist noch zu bemerken, dass am Ende der Rinne 1. Ordnung sich ein kleiner Hohlraum befindet, welcher auf dem betreffenden Querschnitt vollständig vom Lumen der Hauptrinne abgetrennt ist (XX Textfigur 3). Es ist aus der Schnittserie ersichtlich, dass ein solches Bild durch die Endigung einer Rinne 2. Ordnung zu stande kommt. Es wird dies aus der Betrachtung des Modells noch deutlicher hervorgehen. Solche Stellen sind histologisch leicht unterscheid-

bar von Jugendformen tubuloalveolärer Drüsen (Cy), deren Kommunikation mit dem Lumen der Harnröhre nicht immer auf demselben Querschnitt zu liegen braucht, welcher das Lumen der Drüse getroffen hat.

Abgesehen von wenigen Rinnen 1. Ordnung dringen die meisten nicht so weit seitlich vor wie die beiden seitlichen Hauptrinnen. Infolgedessen sind die meisten Falten 1. Ordnung niedriger als die Hauptfalten.

Vergleichen wir nun das Modell A (Taf. 11/12, Fig. 1—3) mit dem Querschnitt und wenden wir die Bezeichnungen an, welche wir an der Hand der Textfigur aufstellten, so zeigt sich, wie bereits erwähnt, dass die Hauptrinnen resp. die ihnen entsprechenden Vorsprünge durch das ganze rekonstruierte Stück ununterbrochen hindurch verlaufen, ja ich vermute, da ich sie auch in derjenigen Serie ebenso finde, welche durch ein distal von der Einmündungsstelle der Cowperschen Drüsen gelegenes Stück angefertigt wurde, dass sie über die ganze Harnröhre hinwegziehen. Auch die Rinnen 1. Ordnung resp. die ihnen entsprechenden Vorsprünge laufen meistens durch die ganze Ausdehnung des Modells ununterbrochen hindurch (z. B. B_1, Fig. 2, Taf. 11/12 und viele andere). In einzelnen Fällen jedoch sehen wir Endigungen der Rinnen 1. Ordnung innerhalb des Modells A, so endigt z. B. auch die oben als Beispiel einer Rinne 1. Ordnung bei Textfigur 3 besonders beschriebene Rinne A_1 etwas unterhalb der Mitte der Ansicht des Modells, welche in Fig. 3 abgebildet ist (A_1). In der linken Seite der Fig. 3 ist zu sehen, dass die Rinnen 1. Ordnung kurz vor ihrer Endigung sich so gegeneinander verschieben können, dass scheinbar Überkreuzungen dadurch vorgetäuscht werden. In Wirklichkeit biegt sich nur das Ende einer Rinne resp. des derselben entsprechenden Vorsprungs ein wenig zur Seite, um dem Anfang einer 2. in derselben Richtung verstreichenden Rinne resp. des derselben entsprechenden Vorsprungs Platz zu machen (Kn Fig. 3, Taf. 11/12).

Was bei den Rinnen und Falten 1. Ordnung immerhin ein seltenes Vorkommen ist, dass sie nämlich innerhalb des Modells endigen, also nur einen beschränkten Verlauf haben, das ist nun bei den Falten 2. Ordnung und den diesen entsprechenden Vorsprüngen die Regel. Bei Betrachtung des Modells in Fig. 1, 2 und 3, Taf. 11/12 zeigen sich alle den Falten 1. Ordnung entsprechenden Vorsprünge mit einer feineren Skulptur bedeckt. Man sieht häufig, dass die betreffenden Vorsprünge parallel der Richtung der Hauptrinnen und -Falten verlaufen (z. B. bei A_2, Fig. 3, Taf. 11/12), doch ist dies immer nur auf kurzen Strecken der Fall. Es biegen dieselben sehr häufig in schräger oder querer Richtung um. Sehr deutlich zeigt dieses Relief B_1, Fig. 2, Taf. 11/12. Es erinnert das Bild an die Gyri und Sulci der Gehirnoberfläche. Dabei entstehen natürlich auf den Schnitten, da wo die Rinnen 2. Ordnung endigen oder in eine andere Richtung umbiegen, Lumina, welche von dem Lumen der Rinne 1. Ordnung vollständig abgetrennt zu sein scheinen (Textfigur 3 XX). Es ist jedoch besonders hervorzuheben, dass die Endigungen der Falten 2. Ordnung nicht allmählich verstreichen und in das Niveau der Falten 1. Ordnung successive übergehen, sondern dass blindsackartige Ausstülpungen gerade dort, wo die Falten endigen, vorzukommen pflegen. Diese Blindsäcke besitzen sehr wechselnde Grösse. In geringer Ausbildung finden sie sich überall, wo eine Rinne beginnt oder aufhört. Doch kommen auch ganz besonders starke Entfaltungen blindsackartiger Enden von Rinnen 2. Ordnung vor, welche allerdings weniger häufig sind als die kleinen Blindsäcke. Zwei grosse derartige Bildungen (Lc) sieht man in Fig. 2, Taf. 11/12 (sie sind durch dunkleren roten Überdruck hervorgehoben). Bei der kleineren von beiden ist deutlich der Ursprung von der vorhin beschriebenen Rinne 1. Ordnung B_1 zu sehen, bei der grösseren verbirgt sich der analoge Ursprung von einer anderen Rinne 1. Ordnung hinter der Kuppe der Hauptrinne B. Es sind dies die Lacunae (Morgagnii)

der Autoren. Wie wir überall angegeben finden, sind die grossen, bei makroskopischer Untersuchung[1]) des Inneren der Harnröhre ohne weiteres an ihren Öffnungen erkennbaren Lakunen an der oberen Wand gelegen, so auch in unserem Modell und zwar sind sie so situiert, dass ihr blindes Ende proximalwärts nach der Harnblase zu gerichtet ist. Da das Epithel, welches die Lakunen auskleidet, sich in nichts von dem Deckepithel der Harnröhre unterscheidet und also von allen drüsigen Bestandteilen der Harnröhrenwand vollkommen verschieden ist, so kann ich in diesen Lakunen nichts anderes als die Folge einer besonders starken Entwickelung der Falten des Harnröhrenepithels an der oberen Wand erblicken; sie unterscheiden sich nicht in der Art ihres Zustandekommens von den über die ganze Peripherie der Harnröhre verstreuten kleineren blindsackartigen Enden der Rinnen 2. Ordnung, wohl aber durch das Maass ihrer Entfaltung von diesen. In Textfigur 3 ist der Querschnitt einer am oberen Ende der Hauptrinne B und zwar an deren rechten Seite getroffenen Lakune zu sehen (Lac).

Gelegentlich endigen auch die Falten 1. Ordnung mit solchen Blindsäcken. Es ist wohl anzunehmen, dass gerade die grössten Morgagni'schen Lakunen, welche beschrieben werden, solchen Stellen entsprechen. An meinem Modell kam eine derartige Partie jedoch nicht vor.

Die Endigungen der Rinnen 1. Ordnung und der ihnen entsprechenden Vorsprünge, wie es in Fig. 1—3, Taf. 11/12 am Modell zu sehen ist, erklärt auch die Mannigfaltigkeit des Details, welches die Rinnen auf dem Querschnitt der Textfigur 3 zeigen. Wenn nämlich eine solche Rinne endigt oder eine neue beginnt, so gleicht sich zuerst ihre Basis aus und erst allmählich gelangt das periphere Ende, indem es sich der Hauptrinne nähert, in

[1]) Auch bei der Untersuchung in vivo (Urethroskopie) dürften diese Gebilde, namentlich bei Lupenvergrösserung des Instruments, bei einiger Übung nicht übersehen werden.

des Niveau derselben hinein. So kommt es, dass auf dem Querschnitt manchmal kleinere Rinnen, welche den Rinnen 2. Ordnung entsprechen und auch in der Textfigur 3 mit A_2 bezeichnet sind, unmittelbar in das Lumen der Hauptrinne einmünden. In diesen Fällen hat sich das Lumen der Rinne 1. Ordnung bereits ausgeglichen. Auf dieselbe Weise erklärt es sich, dass gelegentlich selbst Rinnen 3. Ordnung unmittelbar an das Lumen der Hauptrinne grenzen (z. B. A_3 an einigen Stellen der Textfigur 3).

Eine genaue Vorstellung von dem Verhalten der Rinnen und Falten 2. Ordnung giebt uns erst das Modell B (Fig. 4—6, Taf. 11/12) infolge der starken Vergrösserung, in welcher uns hier der Epithelbelag der Pars cavernosa entgegentritt. Besonders aber ist auf diesem Modell das Verhalten der Rinnen 3. Ordnung und der zwischen ihnen befindlichen Leisten der Betrachtung zugänglich, Bildungen, welche bei dem Modell A gar nicht erkennbar sind, weil sie lediglich auf der Innenfläche des Epithels sich befinden.

In Fig. 4 Taf. 11/12 sind die Rinnen 2. Ordnung mit A_2 bezeichnet. Eine besonders tiefe geht von der Kuppe der Falte 1. Ordnung, welche das Modell repräsentiert (III_1, Textfigur 3), in diese hinein. Sie wurden, wie bereits auf S. 69 erwähnt, durch Zerschneiden des Modells in der Richtung der auf Fig. 4 angegebenen Linie (Schn) für die Betrachtung zugänglich gemacht. Es zeigt sich, dass die Rinnen und Falten 2. Ordnung im allgemeinen in der Richtung der Falten 1. Ordnung verlaufen, dass aber zahlreiche Zusammenhänge der Falten vorkommen, deren Kuppen in demselben Niveau wie die Kuppen der Falten selbst liegen. So ist z. B. in dem rechten unteren Teil der Fig. 5 an die Stelle durchlaufender Falten ein förmliches Netzwerk getreten, dessen Balken sich ziemlich gleichmässig nach allen Richtungen hin verteilen. Auf der senkrechten Schnittfläche der Fig. 6 kann man sehen, wie sich die Falten

2. Ordnung auch quer zu der Längsrichtung der Harnröhre erheben. Denn sie und die zwischen ihnen liegenden Rinnen 2. Ordnung sind hier durch den senkrechten Schnitt vielfach quer getroffen.

Gerade die Fig. 6 zeigt besonders deutlich die Nischen und Buckel, welche noch innerhalb des Rayons der Rinnen 2. Ordnung vorkommen. Man sieht Erhebungen, welche nicht bis in das Niveau der Falten 2. Ordnung aufsteigen. Es sind das die Leisten, welche an Stelle von Falten 3. Ordnung vorhanden sind. Die Nischen zwischen denselben sind die Rinnen 3. Ordnung. Es erscheint auf diese Weise die nach dem Harnröhrenlumen zugekehrte Innenfläche des Epithels völlig zerklüftet. Zu den Verbindungen, welche die Falten 2. Ordnung in querer und schräger Richtung miteinander eingehen, treten die viel zahlreicheren Brücken, welche die Leistchen (entsprechend Falten 3. Ordnung) zwischen denselben herstellen. Und so ist allenthalben da, wo die Falten 2. Ordnung im grossen und ganzen am Modell B infolge ihrer grösseren Prominenz als längsverlaufende Gebilde zu erkennen sind, doch innerhalb der zwischen ihnen liegenden Rinnen der Längsverlauf gestört durch zahlreiche quer und längsverlaufende Prominenzen, welche hauptsächlich durch Leistchen (entsprechend Falten 3. Ordnung) repräsentiert werden. Die Rinnen 3. Ordnung sind überall in den Rinnen 2. Ordnung der Seitenwände der Falten (Fig. 5) zu sehen, weitaus am häufigsten aber in denjenigen Rinnen 2. Ordnung, welche in die Kuppe der Falte 2. Ordnung einschneiden (Fig. 6).

Fassen wir die Detailbilder, welche die verschiedenen entwickelten Falten und Rinnen des Epithelbelages der Harnröhre uns gezeigt haben, übersichtlich zusammen, so ergiebt sich, dass die Hauptfalten durch Falten erster Ordnung aufgeteilt werden, welche nur ausnahmsweise, an ihren Enden, gegeneinander verschoben sein können, indem sie aus der Längsrichtung ein wenig

herausgeraten. Diese Falten erster Ordnung werden in stark ineinander geflochtene Falten zweiter Ordnung aufgeteilt, welche zwar im grossen und ganzen den Längsverlauf noch erkennen lassen, aber bereits häufig Abweichungen von demselben und gelegentlich Queranastomosen aufweisen. Die feinste Aufteilung der Harnröhrenwand, nämlich die Unterteilung der Falten zweiter Ordnung durch Leistchen (entsprechend Falten dritter Ordnung) zeigt keinerlei Beziehung zu der Längsrichtung, wie es bei den übrigen Falten der Fall ist. Hier besteht eine völlig regellose Verteilung nach allen Richtungen hin. So besteht zwischen den Falten des Schleimhautinnern ein unregelmässig verzweigtes Rinnensystem, das meist da, wo die Rinnen anfangen oder endigen, durch blindsackartige Anhänge kompliziert ist.

Die in dem vorigen Kapitel beschriebenen drüsenartigen Buchten liegen in den Rinnen dritter Ordnung. Diejenigen Stellen, welche mit dem für dieselben charakteristischen Epithel bedeckt sind, sind in den Abbildungen des Modells B mit blauem Überdruck hervorgehoben (vgl. jedoch S. 89). Es wurde bereits betont, dass dieselben durchaus nicht immer die ganze Rinne ausfüllen, sondern dass auch gewöhnliches Deckepithel häufig an der Auskleidung derselben beteiligt ist. Es liess sich dies namentlich beim Aufbau des Modells durch den Vergleich der jeweils in Arbeit befindlichen Platten und der durch dieselben rekonstruierten Rinnen dritter Ordnung mit den Originalschnitten und den an ihnen sich zeigenden histologischen Details feststellen.

Die Entstehung der Falten beim menschlichen Embryo ist ersichtlich aus einem Plattenmodell der Urethra eines 21 cm langen menschlichen Fötus, dessen Abbildung ich dem zweiten Abschnitt dieser Arbeit beigeben werde (Taf. 15/16, Fig. 1–2). In diesem Stadium sind vier Rinnen und Falten, die als Grund oder Hauptrinnen resp. Falten bezeichneten, vorhanden und

zwar verlaufen sie an den auch für das erwachsene Stadium charakteristischen Stellen durch die ganze Länge des Modells. Bei der Urethra eines 28 cm langen Fötus, von welcher ich eine graphische Rekonstruktion besitze (Taf. 15/16, Fig. 3 im II. Abschnitt), ist bereits ein etwas grösserer Faltenreichtum zu bemerken, am ausgesprochensten aber sind noch weitaus die Hauptrinnen und -Falten. Kuznitzkys Modelle, welche sich hier anschliessen, da sie von Objekten stammen, welche den Endphasen der Fötalperiode angehören, zeigen noch keinen wesentlichen Fortschritt in der Differenzierung von Falten. Anders bei der Serie von Herzog, welche die Faltung der Harnröhre bei einem zweijährigen Knaben erkennen lässt. Man sieht hier überall in der Pars cavernosa (auf die Pars prostatica will ich nicht eingehen und verweise wegen derselben auf Kuznitzky) die Anfänge der Rinnen und Falten, welche ich oben beim Erwachsenen beschrieben habe. Speziell sind bei jenem Objekt die Rinnen und Falten 1. Ordnung deutlich entwickelt. Dadurch ist das Detail der Pars cavernosa, wie wir gleich noch sehen werden, seiner endgültigen Ausbildung bereits sehr nahe gerückt. Der proximale Teil besitzt bei jenem Objekt noch keine fertigen Rinnen 2. und 3. Ordnung. Sie müssen sich erst in der Folgezeit bilden, ohne dass ich den Zeitpunkt genau bestimmen könnte, wann dieselben zuerst fertig entwickelt sind.

Die Frage, inwieweit die Faltung der Harnröhrenwand sich ausgleichen kann, hat eine verschiedene Beantwortung gefunden. So behauptet z. B. in dem „Handbuch der Urologie" (1904) Zuckerkandl in der anatomischen Einleitung, dass die Urethra auch im erigierten Gliede keine Lichtung besitzt, während Exner in demselben Werk derselben die Tendenz zuschreibt, sich bei der Erektion zu öffnen.

Auf Grund der anatomischen Verhältnisse lässt sich nach gewisser Richtung hin Stellung zu dieser Frage nehmen. Da es sich bei den Hauptfalten sowie den Falten 1. und 2. Ord-

nung um Gebilde handelt, welche erst allmählich im Laufe der Entwickelung und zwar grösstenteils der postembryonalen Entfaltung der Harnröhre entstehen, so ist anzunehmen, dass die durch Flächenvergrösserung allmählich zu stande kommenden Duplikaturen nicht so fixierte sind als dass sie nicht in beschränktem Maasse sich entfalten könnten. Allerdings ist dabei, da die Falten in gesetzmässiger Weise entstehen und auch an typischen Stellen im ausgebildeten Zustand gefunden werden, anzunehmen, dass stets nach der Entfaltung dieselben Rinnen und Falten wieder zu stande kommen, welche auch vorher vorhanden waren. Dass eine völlige Entfaltung des Reliefs der Harnröhre unmöglich ist, geht daraus hervor, dass die Rinnen 3. Ordnung von Leisten, welche solid und deshalb ihrem morphologischen Verhalten nach unausgleichbar sind, flankiert werden. Es kommt hinzu, dass die Differenzierung des Epithels innerhalb der Rinnen 3. Ordnung an den Stellen, welche ich als drüsenartige Buchten bezeichne, nur verständlich ist, wenn es sich hier um stationäre Bildungen handelt. Da die Rinnen 3. Ordnung mit ihren Differenzierungen wesentlich in den Tiefen der anderen Rinnen gelegen sind, so sind also die Endpunkte der grösseren Rinnen und somit die Basis der grossen Falten gewissermassen als fixiert zu betrachten.

Auf Grund des morphologischen Befundes wird man kaum annehmen dürfen, dass etwa die Stärke des Urinstrahles genügen könnte, um eine beträchtliche Entfaltung der Harnröhrenwand hervorzurufen. Dasselbe gilt für Ausspülungen der Harnröhre, von denen also nicht vorausgesetzt werden kann, dass der Druck des Flüssigkeitsstrahles genügt, um auch nur das gröbere Relief des hier beschriebenen Teiles der Harnröhre auszugleichen und dadurch etwa antiseptische Wirkungen in der erforderlichen Vollständigkeit hervorzurufen. Anders ist dies natürlich bei der Einführung von Instrumenten, welche, namentlich bei entsprechendem Kaliber, wohl am ehesten eine Ent-

faltung der Harnröhrenwand hervorrufen können, soweit dieselbe nach dem oben Gesagten überhaupt als möglich erscheint. Unausgleichbar sind natürlich ausser den bereits besprochenen Rinnen 3. Ordnung die Blindsäcke, mit welchen die grösseren Rinnen, speziell die Rinnen 2. Ordnung endigen und unter diesen die grössten Repräsentanten, nämlich die Morgagnischen Lakunen. Wenn wir auch erkannten, dass die blindsackartigen Faltenendigungen allenthalben in der Peripherie der Harnröhre zu finden sind, so ist es natürlich besonders vom praktischen Gesichtspunkt aus besonders wichtig, dass eben die grössten Exemplare, die Morgagnischen Lakunen, an der oberen Harnröhrenwand (nach dem Dorsum penis zu) gelegen sind und dass ihre Mündungen makroskopisch gefunden werden können. Seitdem Haller die Lakunen als Sitz der Gonorrhöe bezeichnet hat, beanspruchten diese Gebilde und wohl überhaupt alle stationären Buchten und Krypten der Harnröhrenwand das besondere Interesse der Pathologen und des Praktikers. Ich glaube deshalb, dass ein genaues Studium des Modells B (Fig. 4—7, Taf. 11/12) nach dieser Richtung hin neue Aufschlüsse ergeben kann und ausser der Hartnäckigkeit von infektiösen Krankheiten der Harnröhre auch andere Eigenschaften — ich denke z. B. an die Art des Vorrückens der Gonorrhöe — erklären wird. Im Detail die Konsequenzen aus der Beschreibung des anatomischen Baues der Harnröhrenwand für die Pathologie und Praxis zu ziehen, muss ich mir für eine andere Gelegenheit vorbehalten.[1])

b) Falten und Rinnen der Harnröhrenschleimhaut distal von der Einmündungsstelle der Cowperschen Drüsen.

Gehen wir auch hier wieder von einem Querschnitt durch das Epithel der Harnröhrenwand dieses Rayons aus (Textfig. 4),

[1]) Inwiefern sich durch meine Untersuchungen für die Distensionsplastik der Harnröhre eine anatomische Grundlage schaffen lässt, werde ich an einem anderen Orte erörtern.

so ist der erste Eindruck der, dass das Relief ein sehr viel einfacheres ist, wie etwa in Textfig. 3 und in der That ist diese relative Einfachheit der Faltung auf sämtlichen Schnitten der Serie immer wieder die gleiche. Einmal ist die allgemeine Form

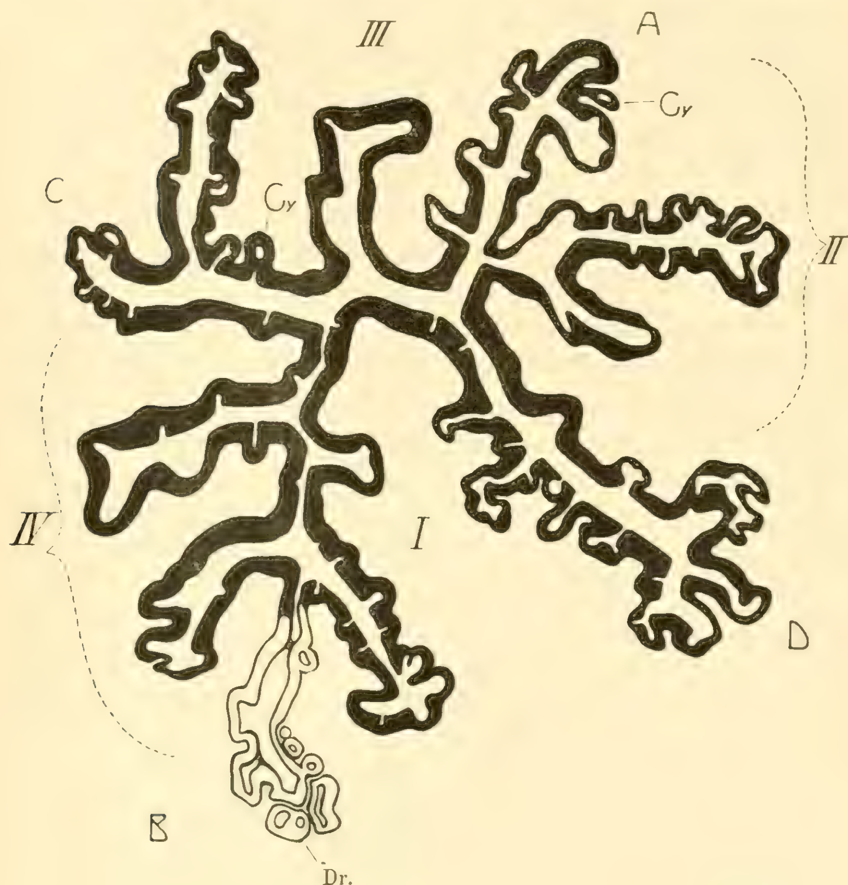


Fig. 4.

des Querschnittes eine andere als sie in der Textfig. 3 bemerkbar war; verbinden wir nämlich die Endpunkte der Rinnen miteinander, so ergiebt sich eine Figur, welche einem Kreis ziemlich ähnlich ist, nicht wie bei dem proximalen Teil der Harnröhre einem Ei verglichen werden kann. Die vier entlegensten Punkte

der allgemeinen Peripherie, in welcher die Rinnenendpunkte liegen, wird, wie bei Textfig. 3 von den Enden der Hauptrinnen eingenommen (A, B, C, D), so dass in dieser Hinsicht Übereinstimmung mit den proximalen Teilen der Pars cavernosa besteht. Auch die Rinnen 1. Ordnung und die ihnen entsprechenden Falten 1. Ordnung (A_1, B_1, C_1, D_1 und I_1, II_1, III_1, IV_1) sind vorhanden und von den Hauptfalten und Hauptrinnen dadurch unterschieden, dass sie weniger stark entwickelt sind als jene. Dagegen fehlen — und dies ist ein weiterer Unterschied gegenüber dem proximalen Teil der Pars cavernosa — vollständig die Rinnen 2. und 3. Ordnung und die ihnen entsprechenden Falten und Leisten. Ausbuchtungen der Rinnen 1. Ordnung, welche auf dem Schnitt vielleicht als solche erscheinen könnten, ergeben sich bei Verfolgung der Serie immer als angeschnittene Ausführungsgänge von kleineren oder grösseren Drüsen (subepitheliale oder submuköse Formen). Auch hier sind manche Verschiedenheiten des Details im mikroskopischen Bild der Falten geradeso wie bei dem proximalen Teil dadurch erklärbar, dass gelegentlich die Falten 1. Ordnung aufhören und neue beginnen und somit auf den Schnitten Höhendifferenzen zwischen den einzelnen Falten eintreten können.

An der Hand des Modells A vom proximalen Teil der Pars cavernosa kann man sich leicht eine Vorstellung machen über den Bau des hier behandelten distalen Abschnittes. Denken wir uns in Fig. 1—3 Taf. 11/12 das relativ schwach sichtbare Relief der Falten 2. Ordnung ausgeglichen, wie man es etwa durch Glättung des Wachsmodells mittelst energischer Behandlung durch den heissen Spatel erzielen könnte, so würde ein, was die Art der Falten angeht, im wesentlichen getreues Schema des distalen Teiles der Harnröhrenwand innerhalb der Pars cavernosa resultieren. Denn es wären dann nur noch die Hauptfalten und Falten 1. Ordnung mit den dazu gehörigen Rinnen und Morgagnischen Lakunen vorhanden, wie es in der Tat in

diesem Harnröhrenabschnitt der Fall ist, während alles übrige Detail, welches den hinteren Abschnitten der Pars cavernosa erst die ausserordentliche Komplikation des Reliefs verleiht, nicht vorhanden wäre.

Bezüglich der Entwickelung, der Frage nach der Ausgleichbarkeit der Faltung und der Bedeutung derselben für die Pathologie und Praxis verweise ich auf das bei der Beschreibung des distalen Teiles der Pars cavernosa in diesem Kapitel Gesagte.

Zusammenfassung zu Kapitel 3. Beim Relief der Harnröhrenwand innerhalb der Pars cavernosa haben wir zu unterscheiden Hauptrinnen und Hauptfalten, ferner Rinnen 1., 2. und 3. Ordnung und die ihnen entsprechenden Falten 1. und 2. Ordnung sowie Leisten (den Falten 3. Ordnung entsprechend). Auf der Aussenseite des Epithels erscheinen die Falten als Einschnitte, die Rinnen als Vorsprünge. Unter Berücksichtigung dieser Nomenklatur ergeben sich folgende Besonderheiten:

1. Proximal von der Einmündungsstelle der Cowperschen Drüsen finden sich Hauptrinnen, Rinnen 1., 2. und 3. Ordnung und diesen entsprechende Falten (resp. Leisten).
2. Distal von der Einmündungsstelle der Cowperschen Drüsen kommen nur Hauptrinnen und Rinnen 1. Ordnung vor sowie diesen entsprechende Falten.
3. An den Enden der Falten finden sich blindsackartige Erweiterungen, welche quantitativ sehr verschieden entwickelt sein können, aber über die ganze Ausdehnung der Harnröhrenschleimhaut innerhalb der Pars cavernosa verteilt sind. Die grössten liegen an der oberen Wand (nach dem Dorsum penis zu) und entsprechen den Morgagnischen Lakunen der Autoren.

4. Die Richtung der Rinnen und Falten ist im allgemeinen eine dem Verlaufe der Harnröhre parallele. Bei den Hauptrinnen und -Falten giebt es hiervon keine Ausnahme, bei den Rinnen und Falten 1. Ordnung kommen an den Enden gelegentlich kleine Abweichungen vor-bei denjenigen 2. Ordnung sind dieselben häufiger, die Rinnen 3. Ordnung und die sie begrenzenden Leistchen verlaufen regellos, ebenso häufig schräg und quer wie in der Längsrichtung.

5. Die Hauptrinnen und -Falten erstrecken sich wahrscheinlich durch die ganze Länge der Pars cavernosa, alle übrigen haben nur einen beschränkten Verlauf und zwar sind sie um so kürzer, je niedriger ihre Entfaltung ist.

6. Die Rinnen 3. Ordnung des proximalen Teils der Harnröhre weisen partiell einen von der übrigen epithelialen Deckschicht der Schleimhaut abweichenden Epithelüberzug auf: drüsenartige Buchten s. vor. Kapitel. Alle Blindsäcke und die zu ihnen gehörigen grösseren Repräsentanten dieser Art, Lacunae Morgagni, besitzen gewöhnliches Deckepithel und keine konstanten Beziehungen zu Drüsen.

7. Ein Ausgleich der Falten der Harnröhrenwand ist nur in beschränktem Maasse möglich und nach einem solchen bilden sich immer wieder dieselben Falten, die vorher bestanden. Das feinere Relief des proximalen Teiles der Pars cavernosa (Rinnen 3. Ordnung) und die Lakunen sind stationär.

Allgemeine Schlussbemerkung.

Wenn wir die Ergebnisse der Detailuntersuchung, wie sie am Ende eines jeden Kapitels dieses Abschnittes zusammengefasst sind, überschauen, so ergiebt sich ein sehr bemerkenswerter Unterschied zwischen derjenigen Partie der Pars cavernosa, welche kranial von der Einmündungsstelle der Cowperschen Drüsen und derjenigen, welche kaudal von dieser Stelle gelegen ist. Das Bemerkenswerte ist das, dass dieser Unterschied nicht ein System betrifft, sondern dass er sich an den verschiedenartigen Bestandteilen der epithelialen Harnröhrenwand, an den Deckepithelien, den Drüsen und den Faltungen derselben nachweisen lässt. Wir sehen, dass das Deckepithel im distalen Bezirk vielzeilig, im proximalen zweizeilig und die Zellen im letzteren unverkennbar einschichtig angeordnet sind. Die drüsenartigen Buchten kommen nur im proximalen Teil, nicht im distalen vor, andererseits die grossen submukösen Drüsen (zu welchen die Cowpersche Drüse selbst gehört) nur im distalen Teil, nicht im proximalen. Die Faltungen besitzen im kranialen Abschnitt ein Plus, welches dem distalen abgeht, nämlich Rinnen 2. und 3. Ordnung und ihnen entsprechende Falten (resp. Leisten).

Daneben bestehen allerdings auch Einrichtungen des Epithels, welche über die ganze Pars cavernosa einheitlich verbreitet sind, die subepithelialen tubuloalveolären Drüsen, die Hauptfalten und -Rinnen sowie die Falten und Rinnen 1. Ordnung und blindsackartige Enden von Falten (Morgagnische Lakunen).

Da nach den Untersuchungen Keibels bei Echidna festgestellt ist, dass an der Einmündungsstelle der Cowperschen Drüse die Grenze zwischen dem ektodermalen Anteil der Harnröhre (zu welchem die Cowperschen Drüsen als hinterste Bil-

dung desselben gehören) und dem entodermalen Anteil derselben gelegen ist (vgl. S. 69), so wäre daran zu denken, dass die Verschiedenheiten des Baues der ausgebildeten Harnröhrenschleimhaut innerhalb der Pars cavernosa beim Menschen, obgleich bei diesem der embryonale Nachweis der thatsächlichen Begrenzung von Ektoderm und Entoderm an der fraglichen Stelle zur Zeit noch nicht erbracht ist, auf einer verschiedenartigen Herkunft der betreffenden Schleimhautbezirke aus den Keimblättern zurückzuführen sei. Im folgenden Abschnitt werde ich bei Besprechung der Entstehung der accessorischen Geschlechtsdrüsen hierauf zurückkommen und die Frage der Zurückführung der einzelnen Teile der ausgebildeten Harnröhre auf die ursprüngliche ontogenetische Zusammensetzung aus verschiedenen Keimblättern im Zusammenhang erörtern.

Tafelerklärung.

Tafel 11/12.

Fig. 1—3 gibt Modell A wieder, Vergrösserung 19 fach. Fig. 1 zeigt die untere, Fig. 2 die obere, Fig. 3 die rechte Seite der Harnröhre und zwar die Aussenwand des isolierten Epithelschlauches (vgl. Text S. 68 und S. 112, dort auch die Erklärung der Buchstabenbezeichnung). Das Modell ist so gestellt, dass die kraniale Durchschnittsfläche nach oben schaut, die kaudale nach unten. Die obere Fläche ist bei den drei Figuren dieselbe. Bei Fig. 2 und 3 ist das unterste Stück des Modells nicht dargestellt.

Fig. 4—7 entspricht dem ganzen Modell B oder Teilen desselben. Vergrösserung 135 fach. In Fig. 4 ist durch die Schnittlinie (Schn) an der Oberfläche angegeben, wie das Modell zerteilt wurde, um das in Fig. 5 dargestellte isolierte hintere Stück der Falte zu gewinnen (vgl. auch Text S. 69, 108, 115). Die Bezeichnungen mit Buchstaben korrespondieren mit den bei Modell A angewendeten (im übrigen vgl. Text S. 115,). Über das Verhältnis des Modells B zu Modell A gibt Textfigur 3, S. 107 und die Beschreibung derselben im Text, S. 106—112 Aufschluss. Das Modell ist so gestellt, dass die kraniale Schnittfläche nach oben, die kaudale nach unten schaut. Bezüglich Fig. 7 vgl. Text S. 80.

Tafel 13/14.

Fig. 8: Stück eines Querschnittes durch den Abschnitt der Pars cavernosa, welcher sich distal von der Einmündungsstelle der Cowperschen Drüsen befindet. Vergrösserung 155 fach. Dr. Anschnitte von Drüsen oder Drüsenausführungsgänge, G. Blutgefässe, c. basale Epithelzellen (Ersatzzellen), L. durchwandernde Leukocyten im Epithel, Dr[1]. angeschnittene Drüsenkuppe.

Fig. 9: Stück eines Querschnittes durch den Abschnitt der Pars cavernosa, welcher sich proximal von der Einmündungsstelle der Cowperschen Drüsen befindet; Vergrösserung 200 fach. Der mit F. bezeichnete Bezirk ist in Fig. 10 vergrössert abgebildet. B. drüsenartige Buchten, Dr. subepitheliale tubuloalveoläre Drüsen, G. Gefässe.

Fig. 10: Die in Fig. 9 bezeichnete Falte F. bei stärkerer Vergrösserung. Vergrösserung 400 fach. B. drüsenartige Buchten. L. durchwandernder Leukozyt.

Fig. 11, 12 und 13: subepitheliale tubuloalveoläre Drüsen in verschiedenen Stadien der Ausbildung. Vergrösserung 166 fach.

Litteraturverzeichnis.

Das vorliegende Verzeichnis gibt einen Überblick über sämtliche in dieser Arbeit referierte Abhandlungen und zwar nicht nur diejenigen des vorliegenden ersten Abschnittes, sondern auch des zweiten (und des als Anhang zugefügten dritten) Abschnittes. Ich werde deshalb in dem noch folgenden Teile dieser Arbeit auf dieses Verzeichnis zurückverweisen. Eine vollständige Aufzählung der Arbeiten, welche über das ausgedehnte Gebiet handeln, zu welchem auch meine Arbeit gehört, lag mir fern. Aus den hier citierten Werken ist jedoch eine weitergehende Orientierung leicht zu gewinnen.

1. van Ackeren, Dr. Friedrich, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der weiblichen Sexualorgane des Menschen. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. 48. 1889. S. 1--46.
2. Boas, Dr. J. E. V., Zur Morphologie der Begattungsorgane der amnioten Wirbeltiere. Morphol. Jahrb. Bd. 17. 1891. S. 271—287.
3. Born, G., Die Entwickelung der Ableitungswege des Urogenitalapparates und des Dammes bei den Säugetieren. Merkel u. Bonnet Ergebnisse etc. Bd. 3. 1893. S. 490—516.
4. Baumann, Beitrag zur Lehre von dem Descensus testiculorum und dem Gubernaculum Hunteri des Menschen. A. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abteil. 1884. S. 310—340.
5. Branca, Albert, Sur les glandes intraépitheliales de l'urèthre antérieur chez l'homme. C. R. de la soc. d. biol. T. 56. 1904. p. 640—642.
6. Braus, Dr. Hermann, Über den feineren Bau der Glandula bulbourethralis (Cowpersche Drüse) des Menschen. Anat. Anz. Bd. 17. 1900. S. 381—397.
7. — Sekretkanälchen und Deckleisten. Anat. Anz. Bd. 22. 1902—03. S. 368 bis 373.
8. v. Brunn, Über drüsenähnliche Bildungen in der Schleimhaut des Nierenbeckens, des Ureters und der Harnblase beim Menschen. A. f. mikr. Anat. Bd. 41. 1893.
9. Cadiat, O., Du developpement du canal de l'urèthre et des organes génitaux de l'embryon. Journ. de l'anat. et de la physiol. T. 20. 1884. p. 242—264.

10. Courant, Über die Präputialdrüsen des Kaninchens. A. f. mikr. Anat. Bd. 62. 1903.

11. Cuvier, G., et Duvernoy, G. L., Leçons d'anatomie comparée. T. 8. Paris, 1846.

12. van Deen, Dr. J., Beitrag zur Entwickelungsgeschichte des Menschen und der Säugetiere mit besonderer Berücksichtigung des Uterus masculinus. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 1. 1849. S. 295—346.

13. Disse, Harnorgane im Handb. d. Anat. des Menschen, herausgegeben von Bardeleben.

14. — Über die Entwickelung des Kloakenhöckers bei Talpa europea. S.-B. d. Gesellschaft z. Beförderung d. ges. Naturwissensch. z. Marburg. 1904. Nr. 5. Juni.

15. Disselhorst, Dr. Rudolf, Die accessorischen Geschlechtsdrüsen der Wirbeltiere mit besonderer Berücksichtigung des Menschen. Wiesbaden. 1897.

16. — Ausführapparat und Anhangsdrüsen der männlichen Geschlechtsorgane in Oppel, Lehrb. d. vergleichenden mikrosk. Anat. d. Wirbeltiere. Jena. 1904.

17. v. Ebner, Viktor, Koellikers Handb. der Gewebelehre des Menschen. III. 1902.

18. Eberth, Prof. Dr. C. J., Die männlichen Geschlechtsorgane, in Handb. d. Anat. des Menschen, herausgeg. von Bardeleben. 1904.

19. Fleischmann, D., Morphol. Studien über Kloake und Phallus der Amnioten. Morph. Jahrb. Bd. 30. 1902 und Bd. 32. 1903.

20. Flemming, V., Über Bau und Einteilung der Drüsen. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. 1888. S. 287—301.

21. Felix, W., Zur Anatomie des Ductus ejaculatorius, der Ampulla ductus deferentis und der Vesicula seminalis des erwachsenen Mannes. Anatom. Hefte. Bd. 17. 1901. S. 1—54.

22. Gegenbaur, Lehrbuch der Anatomie des Menschen. 1899. VII. Aufl. Bd. 2.

23. — Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. 1901. Bd. 2.

24. Geigel, Richard, Über Variabilität in der Entwickelung der Geschlechtsorgane beim Menschen. Verhandl. d. phys.-med. Gesellsch. in Würzburg. Neue Folge. Bd. 17. S. 129—148.

25. Herzog, Dr. Franz, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte und Histologie der männlichen Harnröhre. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 63. 1904. S. 710—747.

26. Hey, Über Drüsen, Papillen, Epithel und Blutgefässe der Harnblase. Beitr. z. klin. Chir. Bd. 13. S. 427.

27. Holl, Die Muskeln und Fascien des Beckenausganges in v. Bardelebens Handbuch der Anatomie des Menschen. Bd. VII. 1. Liefg.

28. Keibel, Dr. Franz, Die Entwickelungsvorgänge am hinteren Ende des Meerschweinchenembryos. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anatom. Abteilung. 1888. S. 407—430.

29. Keibel, Dr. Franz, Über die Entwickelung von Harnblase, Harnröhre und Damm beim Menschen. Verh. d. anat. Gesellsch. z. Basel. 1895. S. 189—199.
30. — Zur Entwickelungsgeschichte des menschlichen Urogenitalapparates. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abtlg. 1896. S. 55—156.
31. — Zur Anatomie des Urogenitalkanals der Echidna aculeata var. typica. Anat. Anz. Bd. XXXII. 1902—03. S. 301—305.
32. — Über Entwickelung des Urogenitalapparates von Echidna. Verhandlg. der Anat. Gesellsch. Heidelberg. 1903. S. 14—19.
33. — Über Entwickelungsgeschichte des Urogenitalapparates von Echidna aculeata var. typica in Semon: Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem malayischen Archipel. Bd. III. Liefg. 1. S. 151—206.
34. Klaatsch, Dr. Hermann, Über den Descensus testiculorum. Morph. Jahrb. Bd. 16. 1890.
35. Klein, G., u. Groschuff, K., Über intraepitheliale Drüsen der Urethralschleimhaut. Anat. Anz. Bd. XII. 1896. S. 197.
36. Kollmann, Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen. Jena. 1898.
37. Kuznitzky, Dr. Martin, Untersuchungen über die Richtung und Verlauf der Schleimhautfalten der ruhenden männlichen Urethra. Morphol. Arbeiten (Schwalbe). 1898. Bd. VIII. S. 48—64.
38. Langerhans, Dr. Paul, Über die accessorischen Drüsen der Geschlechtsorgane. Virchows Archiv. Bd. 61. S. 208—228.
39. Lendorf, Dr. Axel, Beitrag zur Histologie der Harnblasenschleimhaut. Anat. Hefte. 1901. Bd. 17. S. 55—179.
40. Leydig, Dr. Franz, Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere. 1857.
41. Zur Anatomie der männlichen Geschlechtsorgane und Analdrüsen der Säugetiere. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 2. 1850. S. 1—57.
42. List, Über einzellige Drüsen im Blasenepithel der Amphibien. Biolog. Centralbl. Bd. 5. S. 499.
43. Lubarsch, Über Cysten der ableitenden Harnwege. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 41. S. 303—323.
44. Maziarsky, Stanislaus, Über den Bau und die Einteilung der Drüsen. Anat. Hefte. Bd. 18. 1901. S. 171—238.
45. Meyer, Robert, Über Drüsen der Vagina und Vulva bei Föten und Neugeborenen. Zeitschr. f. Geb. u. Gyn. Bd. 46. 1901. S. 17—32.
46. v. Mihalkovics, Dr. Géza, Untersuchungen über die Entwickelung des Harn- und Geschlechtsapparates der Amnioten. Intern. Monatsschrift für Anat. u. Histol. Bd. 2. 1885. S. 41—106.
47 Minot, Ch. S., Zur Kenntnis der Samenblasen beim Meerschweinchen, Arch. f. mikr. Anat. Bd. 24. 1885.
48. —. Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen. 1894.
49. Müller, Vitalis, Über die Entwickelungsgeschichte und feinere Anatomie der Bartholinischen und Cowperschen Drüsen des Menschen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 39. 1892. S. 33—55.

50. Nagel, Dr. W., Über die Entwickelung des Urogenitalsystems des Menschen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 34. S. 269—384.
51. — Über die Entwickelung des Uterus und der Vagina beim Menschen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 37. 1891. S. 620—653.
52. — Über die Entwickelung der Urethra und des Dammes beim Menschen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 40. 1892. S. 269—287.
53. — Die weiblichen Geschlechtsorgane in v. Bardelebens Handb. der Anat. d. Menschen. Bd. VII. 1896.
54. Pallin, Gustaf, Beitrag zur Anatomie und Embryologie der Prostata und der Samenblasen. Archiv f. Anat. u. Physiol. Anat. Abtlg. 1901. S. 135—176.
55. Paschkis, Dr. Rudolf, Zur Kenntnis der accessorischen Gänge am Penis. Arch. f. Derm. u. Syph. Bd. 60. 1902. S. 323—342.
56. — Über Drüsen und Cysten im Epithel der männlichen und weiblichen Harnröhre. Monatsber. f. Urologie. Bd. 8. 1903. S. 334—341.
57. Rauther, Dr. Max, Bemerkungen über den Genitalapparat und die Analdrüsen der Chiropteren. Anat. Anz. Bd. 23. 1903. S. 508—524.
58. — Über den Genitalapparat einiger Nager und Insektivoren, insbesondere die accessorischen Genitaldrüsen derselben. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 38. 1904. S. 377—472.
59. Rautmann, Hugo, Zur Anatomie und Morphologie der Glandula vestibularis major (Bartholini) bei den Säugetieren. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 63. 1904. S. 461—512.
60. Regnault, E., Étude sur l'évolution de la prostate chez le chien et chez l'homme. Journ. de l'anat. et de la physiol. Bd. 28. 1892.
61. Reichel, Dr. Paul, Die Entwickelung des Dammes und ihre Bedeutung für die Entstehung gewisser Missbildungen. Zeitschr. f. Geb. u. Gyn. Bd. 14. 1888. S. 82—94.
62. — Die Entwickelung der Harnblase und Harnröhre. Verhdlg. d. physik. med. Gesellsch. in Würzburg. Neue Folge. Bd. 27. 1893.
63. — Die Entstehung der Missbildungen der Harnblase und Harnröhre an der Hand der Entwickelungsgeschichte bearbeitet von ..... A. f. klin. Chir. Bd. 46. 1893. S. 740—808.
64. — Zur Ätiologie der Spaltbildungen der Harnwege. Beitr. z. klin. Chir. Bd. 14. 1895. S. 172—178.
65. Retterer, Edouard, Sämtliche sich auf unser Thema beziehende Aufsätze zu finden in den C. R. de la soc. de biol. 1887, 1889, 1890, 1891, 1892 und Journ. de l'anat. et de la physiol. 1890 u. 1897.
66. Remy Saint-Loup, Sur les vésicules séminales et l'utérus male des Rongeurs. C. R. de la soc. de biol. 1894. p. 32—34.
67. Robin, Ch. et Cadiat, Sur la structure intime de la muqueuse et des glandes uréthrales de l'homme et de la femme. Journ. de l'anat. et de la physiol. 1874. S. 514—557.
68. Semon, Dr. Richard, Studien über den Bauplan des Urogenitalsystems der Wirbeltiere. Jenaische Zeitschr. für Naturwissensch. Bd. 26. 1892. S. 89—203.

69. Stilling, H., Über die Cowperschen Drüsen. Virchows Archiv. Bd. 100. S. 170—175.
70. Strahl, H., Zur Bildung der Kloake des Kaninchenembryos. A. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abtlg. 1886. S. 156—168.
71. Tourneux, F., Sur les premiers développements du cloaque du tubercule génital et de l'anus chez l'embryon de mouton. Journ. de l'anat. et de la physiol. 1888. S. 503—517.
72. — Sur le développement et l'évolution du tubercule génital chez le foetus humaine dans les deux sexes etc. Journ. de l'anat. et de la physiol. 1889. p. 229—263.
73. Waldeyer, Das Becken. Bonn. 1899.
74. Walker, Dr. Geo, Beitrag zur Kenntnis der Anatomie und Physiologie der Prostata nebst Bemerkungen über den Vorgang der Ejakulation. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. 1899. S. 313—352.
75. Wiedersheim, Dr. Robert, Die vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Jena. 1902.
76. Zimmermann, K. W., Beiträge zur Kenntnis einiger Drüsen und Epithelien. A. f. mikr. Anat. Bd. 52. S. 552—706.
77. Zuckerkandl, E., Anatomische Einleitung. Handbuch der Urologie. Frisch-O. Zuckerkandl. 1904.

Anhang zum Litteraturverzeichnis.

1. Hogge, Albert, Recherches sur les muscles du périnée sur les muscles du diaphragme pelvien, sur les glandes dites de Cowper et sur le développement de ces organes. Ann. des mal. des org. génito-urinaires. 1904. Nr. 14—16.
2. Halban, Schwangerschaftsreaktionen der fötalen Organe und ihre puerperale Involution. Zeitschr. f. Geb. u. Gynäkol. 1904. Bd. LIII. Heft 2. S. 191—232.
3. Schlachta, Beiträge zur mikroskopischen Anatomie der Prostata und Mamma der Neugeborenen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXIV. S. 405—489.
4. Gerhardt, Ulrich, Morphologie und biologische Studien über die Copulationsorgane der Säugetiere. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 39. N. F. Bd. 32. H. 1. S. 43—118.
5. Müller, Carl, Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Histologie der Prostata der Haussäugetiere mit Einschluss der Prostata von Reh, Hirsch und Wildschwein. Anat. Hefte. H. 79/80. S. 527—572.
6. Enderlen, Über Blasenektopie. Wiesbaden. Bergmann. 1905.
7. Delbanco, Ernst, Zur Anatomie des Präputiums. Monatshefte für prakt. Dermatol. Bd. 39. N. 11. S. 652—663 und Nr. 12. S. 687—702.
8. Gerhartz, Anatomie und Physiologie der samenableitenden Wege der Batrachier. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 65. H. 4. S. 666—698.
9. Busch, Über das Vorkommen lymphoiden Gewebes in der Schleimhaut der männlichen Urethra. Virchows Arch. Bd. 180. H. 1. S. 108—116.

10. Illing, Georg, Über einen eigenartigen Befund in den Glandulae vesiculares und den Glandulae ductus deferentis des Rindes. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 66. H. 1. S. 121—127.

11. Retterer, Du rôle de l'epithelium dans le développement des organes génito-urinaires externes. C. r. Soc. Biol. T. 58. N. 23. p. 1040—1043.

12. Lichtenberg, Alexander, Über die Herkunft der paraurethralen Gänge des Mannes. Münchener mediz. Wochenschrift. Jahrg. 52. Nr. 25. S. 1192—1194.

13. Retterer, Du développement et de la structure des raphès des organes génito-urinaires. C. r. Soc. Biol. T. 58. Nr. 24. p. 22—24.

14. Grosz, Siegfried, Beiträge zur Anatomie der accessorischen Geschlechtsdrüsen der Insektivoren und Nager. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 66. H. 4. S. 567—608.

15. Hendrich, A., Vergleichende makroskopische und mikroskopische Untersuchungen über die Samenblasen und die Ampullen der Samenleiter bei den Haussäugetieren mit Einschluss von Hirsch und Rehbock. Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. 12. H. 10/12. S. 360—408.

16. Disse, J., Untersuchungen über die Umbildung der Kloake und die Entstehung des Kloakenhöckers bei Talpa europaea. Anat. Hefte. H. 82. S. 481—533.

17. Lichtenberg, Alexander, Über die Entwickelungsgeschichte einiger accessorischer Gänge am Penis. Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis des Schliessungsvorganges des Urogenitalkanals und der Entwickelung der Raphe. Bruns Beiträge z. klin. Chir. Bd. XLVIII. H. 2. S. 205—227.

18. Otis, W. J., Die Morphogenese und Histogenese des Analhöckers etc. Anat. Hefte. Bd. 30. H. 90.

Aus dem anatomischen Institut zu Heidelberg.

BEITRÄGE

ZUR

HISTOLOGIE, MIKROSKOPISCHEN ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE DES UROGENITALKANALS DES MANNES UND SEINER DRÜSEN.

II. ABSCHNITT.

ÜBER DIE ACCESSORISCHEN GESCHLECHTSDRÜSEN UND DEREN EINTEILUNG.

III. ANHANG.

DIE ENTWICKELUNGSGESCHICHTE DES KAVERNÖSEN APPARATES DES MENSCHLICHEN MÄNNLICHEN KOPULATIONSORGANS.

VON

DR. ALEXANDER LICHTENBERG,
HEIDELBERG.

Mit 11 Abbildungen im Texte und 17 Figuren auf den Tafeln 15/20.

Fig. 8

Fig. 11.

Fig. 10

Fig. 12



del. A. Vierling.

Die sogenannten accessorischen Geschlechtsdrüsen haben von jeher die Aufmerksamkeit der vergleichenden Anatomen auf sich gezogen. An gründlichen, ihre Morphologie behandelnden älteren Werken fehlt es nicht. Auch in der neueren Litteratur kann von ihrer Vernachlässigung nicht die Rede sein. Ich will nur die unlängst erschienene grosse Arbeit Disselhorsts (1904) erwähnen, in welcher wohl so ziemlich alles zusammengetragen ist, was emsige, fast ein Jahrhundert messende Arbeit der Kräfte verschiedenster Nationen auf diesem Gebiet zu leisten im stande war. Allerdings vermisse ich in dieser Anhäufung von Thatsachen zu sehr die Gliederung, welche durch die morphologische Entwickelung gegeben ist. Letztere muss ontogenetisch und vergleichend anatomisch erschlossen werden. Nach dieser Richtung hat Rauther (1904), dessen Arbeit Disselhorst wohl erwähnt hat, aber nicht mehr voll berücksichtigen konnte, eine Einteilung der accessorischen Geschlechtsdrüsen versucht. Auf Grund seiner Untersuchungen bei Insektivoren und Nagern spricht er sich folgendermassen aus: „Was die Einteilung der accessorischen Genitaldrüsen betrifft, so giebt uns hier wohl die Entwickelungsgeschichte in Verbindung mit der vergleichend-anatomischen Betrachtung ein natürliches Prinzip zur systematischen Anordnung. Ich unterscheide danach unter den von mir behandelten Drüsen drei grössere Gruppen:

I. Drüsen, die vom Samenleiter ihren Ursprung nehmen: a) einer ampullenartigen Erweiterung des Vas deferens aufsitzend oder in dieselbe eingelagert; ich nenne diese Drüsen — um Verwechselungen mit der Vesicula vasis deferentis zu verhüten — Ampullendrüsen, Glandulae ampullarum (= Gl. ductuum deferentium, Joh. Müller, Gl. vasis deferentis, Oudemans), b) sack- oder schlauchförmige Organe mit drüsiger Wandung, gemeinsam mit dem Vas deferens im Ductus ejaculatorius ausmündend: Samenleiter, Vesicula vasis deferentis (= Vesicula seminalis der älteren Autoren, Glandula vesicularis, Oudemans).

II. Drüsen, die vom Urogenitalkanal ihren Ursprung nehmen a) spezifische Drüse, im allgemeinen nur dem männlichen Geschlecht zukommend; mit glatter Muskelhülle resp. von glatter Muskulatur reich durchzogen: Prostata, Glandulae prostaticae; sie mündet in der Nähe des Colliculus seminalis und der Mündungen der männlichen Samenwege in den Urogenitalkanal; b) Drüsen des Urogenitalkanals vielleicht nur in sekundärer Beziehung zu den Geschlechtsfunktionen stehend; meist beiden Geschlechtern zukommend: Harnröhrendrüsen, Gl. urethrales. Sie lassen sich unterscheiden in 1. zerstreute Urethraldrüsen in Gestalt einzelner Tubuli; ausnahmsweise auch geschlossene Drüsenmassen, den Canalis urogenitalis in mehr oder weniger weiter Ausdehnung umgebend, aber stets „innerhalb des Musculus urethralis“ gelegen, 2. morphologisch individualisierte Massen von Urethraldrüsen, meist in nur einem Paar, bisweilen in mehreren (Marsupialier) Paaren vorhanden, mit meist nur je einem (bei Lepus mehreren) Ausführungsgängen in die Pars bulbosa urethrae ausmündend: Glandula Cowperi s. bulbo-urethralis. Hierzu gehören auch die drei oberen Blindschläuche bei Lepus; „Glandulae urethrales paraprostaticae“ (oder obere Cowpersche Drüsen [Stilling]). Die Cowperschen Drüsen zeichnen sich durch eine selbständige Hülle von quergestreifter Muskulatur aus.

III. Drüsen der äusseren Geschlechtswerkzeuge und der Inguinalregion: sie nehmen ihren Ursprung von der Epidermis." Diese teilt er ein in solche, welche aus Talgdrüsen und in solche, welche aus Schweissdrüsen hervorgegangen sind; sie zeigen demgemäss teils einen alveolären, teils einen tubulösen Typus.

Aus dem Folgenden wird hervorgehen, dass ich eine etwas andere Einteilung vorgenommen habe. Ich werde davon ausgehen, dass durch die Vergleichung der fertigen Formen, namentlich bei Berücksichtigung der Topographie, und durch ontogenetische Merkmale bestimmte Gruppierungen der Drüsen unterschieden werden können. Im speziellen Teil dieser Arbeit sollen die Thatsachen und Vermutungen mitgeteilt werden, welche mich veranlasst haben, die einzelnen Glieder dieser Gruppen als zueinander gehörig zu betrachten. Die Überschriften der Gruppen geben vorgreifend Benennungen an, welche erst im allgemeinen Teil ihre Rechtfertigung finden sollen. Denn der allgemeine Teil setzt sich zur Aufgabe, zu erklären, warum meiner Auffassung nach die Gruppen, deren inneren Zusammenhang wir dann kennen gelernt haben werden, als solche entstanden sind. Ich bitte deshalb, die allgemeinen Gruppenbenennungen, welche im speziellen Teil bereits verwendet sind, um keine doppelten Bezeichnungen einführen zu müssen, zunächst wie Siegel aufzufassen; verständlich werden dieselben erst nach Lektüre des allgemeinen Teiles werden.

I. Spezielle Ontogenie, mikroskopische Anatomie und Histologie der Drüsen.

Die Untersuchungen betreffen hauptsächlich die Drüsen des ektodermalen Mündungsstückes der Samenharnröhre. An ihre Spitze sind die Cowperschen Drüsen zu stellen; daher will

ich sie im nachfolgenden auch am ausführlichsten berücksichtigen. Bei ihrer Schilderung will ich nicht nur meine eigenen Untersuchungen verwenden, sondern diese mit alledem was die früheren Bearbeiter dieser Drüsen festgestellt haben zu ergänzen versuchen. Was die übrigen Drüsen anbelangt, wird mir bei ihrer Besprechung lediglich darum zu thun sein, ihre ontogenetische Stellung zu präzisieren.

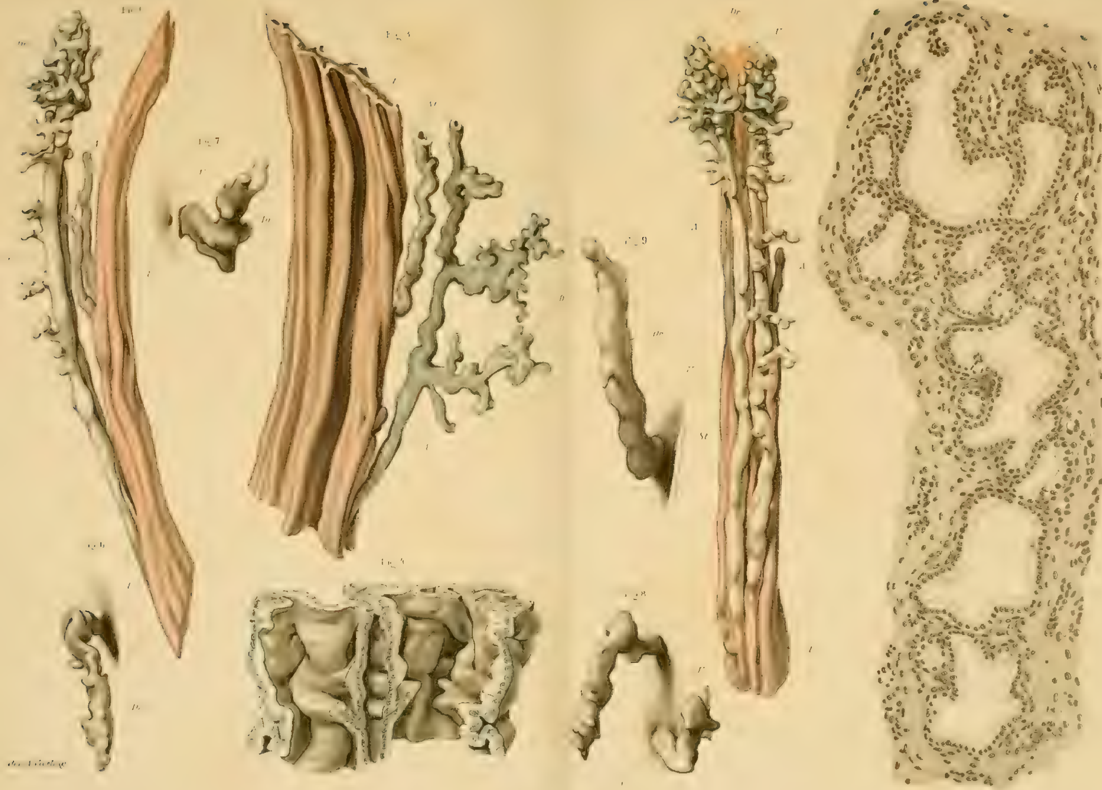
a) Untersuchungsmaterial und Technik.

Wenn es mir auch nicht vergönnt war, die allererste Entwickelung der in Frage stehenden Drüsen beobachten zu können, so konnte ich doch die weitere Entwickelung derselben desto genauer verfolgen. Durch Professor v. Lenhossék's (Budapest) Liebenswürdigkeit, der mir fast das ganze aufgearbeitete Material von Herzogs[1]) Untersuchungen zur Verfügung stellte, wurde mir sehr viel Mühe und Arbeit erspart. Das übrige Material habe ich dem Entgegenkommen von Professor Braus (Heidelberg) zu verdanken. Es besteht aus einer Serie der Ausführungsgänge der ausgewachsenen Cowperschen Drüsen und einem danach angefertigten Plattenmodell der Ausführungsgänge (vergl. I. Abt. S. 67), ferner aus verschiedenen Embryonen, Föten, kindlichen und erwachsenen Objekten, welche ich gehärtet erhielt oder selbst fixierte und zu Serien und Modellen verarbeitete[2]).

In der folgenden Aufzählung meines Untersuchungsmaterials werde ich dasselbe nach Lebensalter resp. Körperlänge (Kopf-Steiss) ordnen und die Serien von Herzog mit H., die von Braus mit B und meine endlich mit L bezeichnen.

1) Herzog, Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXIII.

2) Sämtliche Modelle dieser Arbeit wurden von mir am I. internationalen Anatomenkongress in Genf (1905) demonstriert.



I. 45 mm langer menschlicher Embryo H ♂
II. 60 mm langer menschlicher Embryo H ♂
III. 65 mm langer menschlicher Embryo H ♂
IV. 68 mm langer menschlicher Embryo H ♂
V. 70 mm langer menschlicher Embryo H ♂
VI. 72 mm langer menschlicher Embryo H ♂
VII. 80 mm langer menschlicher Embryo H ♂
VIII. 100 mm langer menschlicher Embryo L ♀
IX. 105 mm langer menschlicher Embryo H ♂
X. 120 mm langer menschlicher Embryo H ♂
XI. 180 mm langer menschlicher Embryo H ♂
XII. 190 mm langer menschlicher Embryo H ♀
XIII. 210 mm langer menschlicher Embryo L ♂
XIV. 280 mm langer menschlicher Embryo L ♂
XV. 8 Monate alter menschlicher Fötus L ♂
XVI. 2 Jahre alter Knabe H
XVII. 20 Jahre alter Mann B
XVIII. 20 Jahre alter Mann L

12 mm Mausembryo L
Neugeborene Ratte L ♂
2 Tag altes Kaninchen L ♂

Herzog färbte seine Serien teils mit Hämalaun-Erythrosin, teils mit Hämalaun-Pikrofuchsin. Prof. Braus' Serie sowie meine sämtlichen wurden mit Hämatoxylin (Delafield) und Eosin gefärbt. Die Behandlung meiner Serien habe ich mit meinem Objektträgergestell durchgeführt (Zeitschrift für wissenschaftliche Mikroskopie B. XXI, 1904). Sämtliche Objekte waren mit Ausnahme von Nr. XVIII in Paraffin eingebettet, Nr. XVIII in Celloidin. Modelliert habe ich nach der Serie XIII und XVII, dazu kommt noch das Plattenmodell von Herrn Prof. Braus. Ausserdem wurden nach der Serie XIV graphische Isolationen (Kastschenko) ausgeführt. Schliesslich haben ausführliche lite-

rarische Studien mir das Material vieler anderen Untersucher zugänglich gemacht.

b) Die Drüsen der sekundären Samenröhre.

α) Cowpersche Drüse.

1. Eigene Untersuchungen.

Ich habe die Entwickelung der Cowperschen Drüse vom Anfange des dritten Monats ab verfolgen können. Vitalis Müller nahm seine Untersuchungen bei 6 ³/₄ cm langen Embryonen auf; meine Beobachtung beginnt schon bei 48 mm langen und zähle ich bis zu dem Stadium von 70 mm 5 Embryonen, welche jünger sind als dieser. Trotzdem kann ich zu der ersten Entwickelung dieser Drüsen nicht wesentlich mehr beitragen als obiger Autor. Sie entstehen wahrscheinlich — das allererste Auftreten konnte ich nicht beobachten — am Ende des zweiten Monats als solide schlauchartige Wucherungen des Samenröhrenepithels. Sie erscheinen schon bei dem von mir untersuchten Stadium (48 mm) auf der typischen Stelle der hinteren Wand des Canalis genito-urinalis. Auch schien es mir, als ob die Schläuche nicht nackt wären, sondern dass eine Art gedrängten embryonalen Gewebes um sie herum eine Hülle bildet. Ihre typischen Beziehungen zum Bulbus waren nicht feststellbar, weil der Bulbus in diesem Stadium noch kaum angedeutet ist. Ich will schon hier darauf kurz hindeuten, dass die Cowperschen Drüsen die am frühesten auftretenden drüsigen Anhänge des Canalis genito-urinalis sind.

Ein Fortschritt zu dem oben beschriebenen Entwickelungsgrad ist schon bei dem 65 mm langen Embryo zu verzeichnen. (Textfig. 1.) Bei diesem sind die noch immer unverzweigten Schläuche der Cowperschen Drüsen teilweise schon ausgehöhlt, so wie es Müller für seinen 6³/₄ cm langen Embryo beschrieb. Die ersten Zeichen einer Verästelung sind hier im Auftreten

eines kleinen Seitenastes schon nachweisbar. Die Drüsen (C. D.) liegen zwischen den zwei durch eine breite Raphe geteilten Bulbi. Sie ziehen ein Stück lang dicht unterhalb der Schleimhaut des Canalis genito-urinalis hin. Bei dem 68 mm langen Embryo

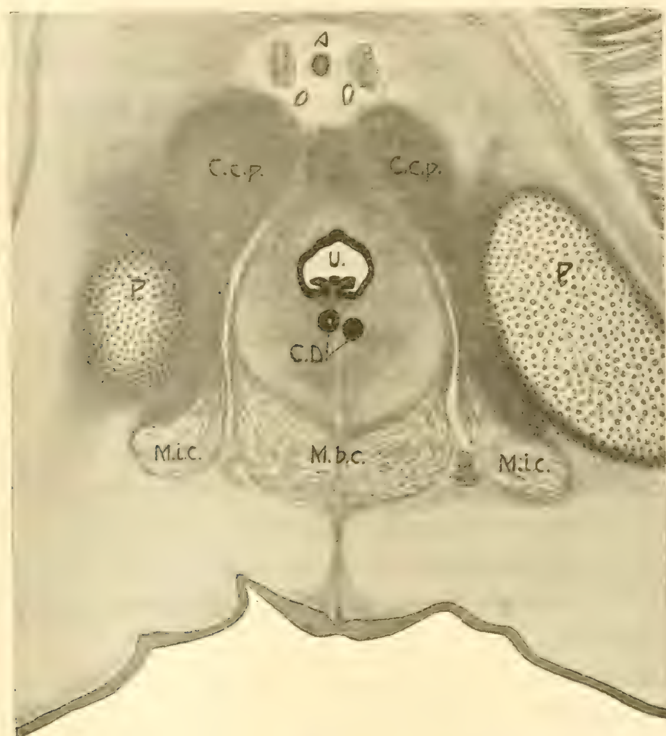


Fig. 1.

65 mm langer menschlicher Embryo, männlich. Cowpersche Drüsen in der Raphe bulbi (Vergrösserung 48 : 1).

U. Samenharnröhre. C. D. Cowpersche Drüsen. M. b. c. Musc. bulbocavernosus M. i. c. Musc. ischiocavernosus. C. c. p. Corpus cavernosum penis. P. Os pubis A. Dorsale Gefäss- und Nervenbündel des Penis.

finde ich die Cowperschen Drüsen schon stärker verästelt. Die einzelnen Äste haben einen parallelen Verlauf. Nur der Stammschlauch — ich will den Ausdruck „Ausführungsgang" absichtlich aus später darzulegenden Gründen nicht benutzen — besitzt

ein Lumen. Die Unterschiede, welche der nun folgende 70 mm lange Embryo zeigt, sind im allgemeinen bloss quantitativ, doch können wir hier eine accessorische Drüse beobachten, welche an Entwickelungsgrad nicht viel hinter den zwei anderen zurückbleibt. Bei dem 105 mm langen Embryo erhalten auch schon die Verzweigungen Lumina, und bei dem 120 mm langen konnte ich schon das sich durch auffallende tinktorielle Unterschiede dokumentierende Auftreten eines thätigen Drüsenepithels nachweisen. Je älter die untersuchten Embryonen waren, desto mehr Beziehungen haben die Drüsen zu dem inzwischen sich allmählich differenzierenden Bulbus gewonnen. Merkwürdig ist ein sozusagen wetteiferndes Wachstum der Drüse und des Bulbus. Der schlanke lange Stammschlauch hat scheinbar das Bestreben, seine Verästelungen aus dem Bereiche des Bulbus herauszuschieben. Der Bulbus zeigt wiederum die Tendenz, seine beiden Hälften enger aneinander zu schliessen, zu vereinigen und beengt dadurch die sich entwickelnden Drüsengänge, welche, wenn sie nicht nach der Mitte oder nach der sekundären Samenröhre zu ausweichen, von demselben eingeschlossen werden. Dadurch wird es zu erklären sein, dass die Drüsen beim Erwachsenen gewöhnlich in einer Ebene nahe der Medianebene und parallel zu dieser liegen.

Ist das Längenwachstum der Drüsen nicht so schnell, dass sie ihre ersten Verzweigungen rechtzeitig bis zur hinteren Grenze des Bulbus hinausschieben können, so werden dieselben — angenommen, dass sie nach oben nicht aus dem Bereiche des Bulbus heraufgeschoben worden sind — durch die sich bildende derbe Hülle desselben eingeschlossen und entwickeln sich in seinem Gewebe weiter. Durch diese Beziehungen, in welche die Drüse zu dem Bulbus tritt, sind wir im stande, an ihr einen interbulbären (Textfigur Nr. 2, zwischen BB), einen intrabulbären (Textfigur Nr. 3) und einen extrabulbären (Textfigur Nr. 2, oberhalb BB) Teil zu unterscheiden, worauf ich bei der Be-

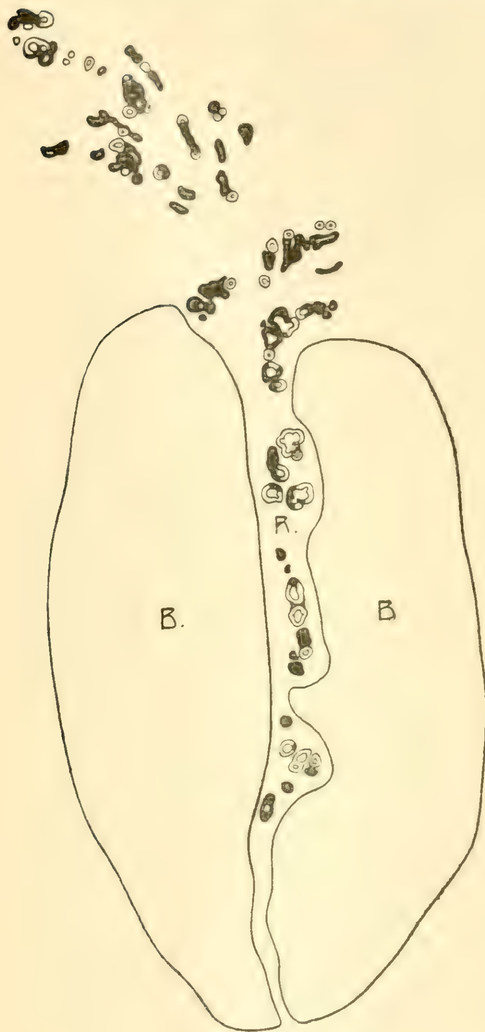


Fig. 2.

280 mm langer menschlicher Embryo, männlich. Extra- und interbulbäre Drüsenteile. (Vergr. 39 : 1). B. B. Bulbus urethrae. R. Raphe bulbi.

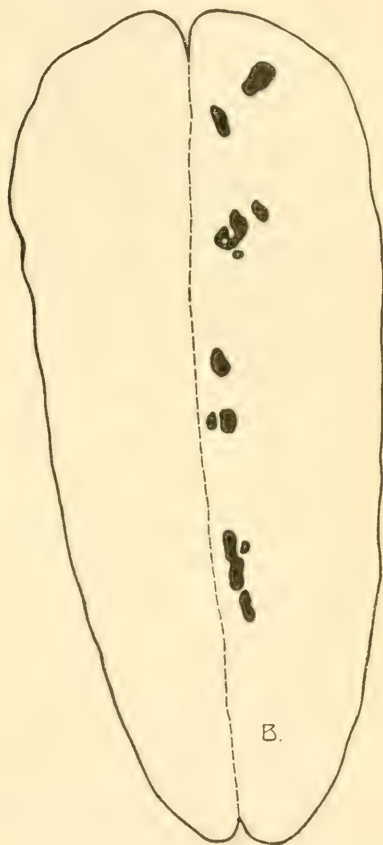


Fig. 3.

210 mm langer menschl. Embryo, männlich. Intrabulbär gelegene Partien der Cowperschen Drüsen. Raphe punktiert. B. Bulbus (Vergrösserung 39 : 1).

sprechung älterer Stadien noch zurückkommen werde. Auch für das stammesgeschichtliche Verhältnis der Drüsen und des

Bulbus gewinnen wir aus ihrem zeitlich verschiedenen Auftreten einen Fingerzeig. Wir müssen die Drüsen als älter betrachten was durch die vergleichende Anatomie bestätigt wird.

Nach der von dem 21 cm langen Embryo stammenden Serie wurde das Plattenmodell C verfertigt (Taf.15/16, Figg. 1 und 2). Es ist ein Stück des Canalis genito-urinalis mit den beiden Cowperschen Drüsen rekonstruiert worden. Die Samenröhre hat eine Biegung, deren Krümmungsradius den beim Erwachsenen vielfach übertrifft (Curvatura subpubica). Die Dicke des Schlauches ist eine gleichmässige, es ist daran die spätere Fossa bulbi noch nicht zu entdecken. Über ihre Faltung haben wir uns schon im ersten Abschnitt dieser Arbeit (S. 117) ausgesprochen. Die Einmündung der Cowperschen Drüsen finden wir auf den Seiten der hinteren Grundfalte dicht nebeneinander und ungefähr in gleicher Höhe am Anfange des aufsteigenden Schenkels des Canalis genito-urinalis. Die ganze Lagerung der Drüsen ist eine mit dieser Biegung fast parallele. Es ist das Bestreben, sich den sehr engen räumlichen Verhältnissen anzupassen, nicht zu verkennen; man denke nur an die Schmächtigkeit der Dammanlage. Dadurch wird teilweise auch ihre vorwiegende Längsausdehnung bedingt sein. Im Mesoderm des jungen Dammes differenzieren sich ja erst verhältnismässig langsam die Gebilde, welche den Platz zwischen Körperoberfläche und Cowperscher Drüse einnehmen, und welche in ihrer späteren Entwickelung mit denselben in so enge Beziehungen treten. Die langen, schlanken Stammschläuche verlaufen in ihrer ganzen Länge einander parallel, nur ist die Lage des rechten eine von der Samenharnröhre etwas entferntere als die des linken. Ihre Beziehungen zum Bulbus canalis genito-urinalis sind am Modell durch die Färbung veranschaulicht, indem der extrabulbäre Teil blau, der intra- resp. interbulbäre leicht grün bemalt ist. Die Stammschläuche liegen im Bulbus, die Drüsenkörper nach hinten ausserhalb desselben, und zwar beginnt die Teilung der Stammschläuche unmittelbar

an der Grenze zwischen den intra- und extrabulbären Teilen. Die Teilung ist eine plötzliche. Vier bis fünf Hauptäste, welche untereinander liegen, verlassen den Stammschlauch gleichzeitig. An diesem können wir eine von beiden Seiten her plattgedrückte längliche Erweiterung wahrnehmen, mit entsprechendem Verhalten des Lumens. Ebensolche Verdickungen resp. Erweiterungen sind auch bei dem Abgange der Nebenäste von den Hauptästen zu entdecken. Dieselben sind die ersten Anfänge der im Inneren der Cowperschen Drüsen vielfach beschriebenen grösseren Hohlräume, welche man im allgemeinen als Sekretreservoire betrachtet hat. Auch hier haben wir einen jener häufigen Fälle von Selbstdifferenzierung vor uns, in welchen Formationen in der Entwickelung auftreten, bevor die Organisationen, zu welchen sie im funktionierenden Zustand in Abhängigkeit stehen, hier also funktionierende Drüsenepithelien und die sich stauenden Sekretmassen, gebildet sind. Die Hauptäste schicken ihre Verzweigungen lateral und dem Perineum zu. Die medialsten derselben, welche dem Canalis genito-urinalis am nächsten liegen, sind am meisten verzweigt. Die zwei Stammschläuche zeigen ein verschiedenes Verhalten: während der rechte an seiner dem Bulbus zugekehrten Seite zahlreiche (8) auf verschiedenster Entwickelungsstufe befindliche kleine Äste abgibt, bleibt der linke fast ganz glatt. Diese Äste der Stammschläuche sind dem histologischen Bilde nach jüngere Elemente, wie die Endverzweigungen der Drüse. Sie sind nämlich noch fast ausschliesslich solid, während die Endverzweigungen überwiegend völlig differenzierte drüsige Anteile besitzen. Daneben kommen noch indifferente ausgehöhlte und solide Anlagen vor. Einen Zusammenhang zwischen Ästen verschiedener Stämme, somit ein netzförmiges Weiterwachstum der Drüse, wie es Braus (1900) bei Erwachsenen graphisch rekonstruiert und Keibel (1904) bei Echidna (Beuteljunges) auf Schnittbildern festgestellt hat, konnte ich in diesem Stadium nicht auffinden. Das Epithel der Stamm-

schläuche und der Hauptzweige derselben, sowie das der Erweiterungen war kein differenziertes Drüsenepithel. Ebensowenig konnte ich Formverschiedenheiten zwischen Epithelien der Gänge und der Erweiterungen wahrnehmen. Kranialwärts von den eben beschriebenen Drüsen ergiessen sich zwei einfache Schläuche in die Samenharnröhre, welche als accessorische Cowpersche Drüsen zu bezeichnen sind (Taf. 15/16, Figg. 1, 2, A).

An obige Befunde schliessen sich die Erfahrungen an, welche bei der Besichtigung der graphischen Rekonstruktionen gewonnen wurden, die nach den Serienschnittbildern von dem 240 mm langen Embryo verfertigt worden sind (Taf. 15/16, Fig. 3). Was die äussere Gestaltung der Drüsen anbelangt, sah ich in einer besonderen Rekonstruktion der Gesamtform, welche ich nicht reproduziere, um die Figurenzahl einzuschränken, (eine graphische Isolation der einzelnen Drüsenschläuche führte ich nicht aus), dass die linke Drüse ein massiges, ausserhalb des Bulbus liegendes Packet bildete, die rechte hingegen, eine unwesentliche Partie ausgenommen, innerhalb desselben eingeschlossen war. Ihr Hauptstrang liegt fast in der Medianlinie — interbulbär — und ist reich mit kurzen Seitenästen versehen, welche in das Bulbusgewebe hineinragen. Die Teilung des Stammschlauches der linken Drüse verhält sich genau so wie in dem Modell C, (Taf. 15/16 Fig. 1 u. 2). Die ganze Anordnung ist gewissermassen gedrängt. Das Epithel der Hauptgänge und der noch nicht deutlich wahrnehmbaren Erweiterungen derselben hat sich schon fast auf der ganzen Linie als Drüsenepithel differenziert. Namentlich sind es die Stammschläuche, an denen dieser Differenzierungsprozess am weitesten fortgeschritten ist. Auch hier zeigen die Stammschläuche ein voneinander verschiedenes Verhalten. Während der rechte bis fast an seiner Einmündung mit kleinen drüsigen Anhängen dicht besetzt ist, kommen solche auf dem linken nicht vor (Taf. 15/16, Fig. 3). Der Verlauf der Stammschläuche ist wie früher mit der Samenharnröhre parallel. Beide münden an der

hinteren Hauptfalte der Samenharnröhre, der linke etwas mehr kranial. Die drüsigen Anhänge des Stammschlauches zeigen auch hier noch teilweise einen embryonalen Charakter, obgleich sie histologisch grösstenteils schon als Drüsen charakterisiert sind. Zwischen der Einmündung der beiden Stammschläuche ist eine ganz kleine accessorische Drüse gelegen. — Allmählich nähern wir uns der Form, welche eine vollständig funktionsreife Drüse einnehmen muss; dieselbe wird auch schon bei dem acht Monate alten Embryo beinahe vollkommen erreicht. Die Bilder, welche uns die Aufarbeitung dieses Objektes liefert, zeigen alles Gesagte in einem noch vollkommeneren Maasse. Die Erweiterungen zeigen hier das beschriebene niedrige Epithel, die Stammschläuche sind in ihrer ganzen Länge mit kleinen wandständigen Alveolen besetzt und dadurch ihre ganze Wand, welche durch hineinragende Leisten gefaltet erscheint, in eine grosse secernierende Fläche verwandelt. Besser als durch jede Beschreibung wird dieses Verhalten durch die beigegebene Zeichnung illustriert (Taf. 17/18, Fig. 1). Überraschend klar sehen wir da, wie das indifferente Gangepithel in ein Sekretionsepithel verwandelt wird. An einer Stelle sieht man in einer Strecke indifferenten Epithels eine Alveole, drei, zwei, sogar eine secernierende Zelle eingeschoben, an einer anderen ebenda zwischen den Alveolen zwei-dreizellige Reste des embryonalen Epithels. Topisch liegt die linke Drüse weiter von der Samenharnröhre ab und grösstenteils inter- resp. intrabulbär. Der Stammschlauch derselben entbehrt auch bei ihr der verzweigten drüsigen Ansätze nicht. Auch hier treffen wir kranial von der fast zur gleichen Höhe erfolgten Einmündung der Drüsen zwei unverzweigte accessorische Drüschen an.

Von den Cowperschen Drüsen des zweijährigen Knaben entwirft Herzog in seiner Profilrekonstruktion ein Bild, welches dem obigen entspricht.

Mit den histologischen Bilde, welches uns die Untersuchung der Cowperschen Drüse des Erwachsenen bietet, werde ich

mich nicht beschäftigen. Die Unterschiede zwischen einer solchen und einer von dem Ende der Fötalperiode stammenden Drüse sind nur quantitativer Natur.

Um das eigentümliche Verhalten der Stammschläuche ganz zu beleuchten, kann ich auf zwei nach der Serie XVII angefertigte Plattenmodelle verweisen. Das eine stellt die Relationen dieser Stammschläuche mit dem Canalis genito-urinalis dar (siehe I. Teil, Tafel 11/12, Figur 1—3). Wir sehen, wie diese nach ihrem längeren dorsoventralen Durchmesser gestellten, ellipsoiden Gebilde sich in Falten der Samenharnröhre hineinlegen, dicht an ihren Wänden verlaufen und sich dann in den Endpunkt einer Bucht ergiessen, welche sich proximalwärts ein Stückchen lang lakunenartig erstreckt und sich dann in die Ausführungsgänge fortsetzt. Die äussere Oberfläche der Gänge ist recht abwechselungsreich von mannigfachen Vorsprüngen und Einsenkungen unterbrochen. Dieselben entsprechen den wandständigen Alveolen. Es kommen davon an den Schläuchen einfache, sowie auch verzweigte vor. Ein klares Bild über diese Verhältnisse verschafft uns das 150mal vergrösserte modellierte Detailstück (Modell D, Tafel 15/16, Fig. 4). Wenn man dasselbe betrachtet, wird man begreifen, warum ich diese Gänge als Stammschläuche und nicht als Ausführungsgänge bezeichne. Denn das, was wir nun vor uns sehen, ist eine Drüse mit einem Lumen von wechselndem Durchmesser. Ein Blick auf einen Schnitt (Tafel 17/18, Fig. 4) bestätigt diese Annahme: wir sehen daran nur Drüsenepithel. Bei dem Übergang in die lakunenförmige Faltenverlängerung hören die drüsigen Elemente auf, dadurch erfolgt eine Reduktion der Lichtung und so kommt es, dass die Stammschläuche in ihrer Einmündung das kleinste Kaliber besitzen.

Versuchen wir nun aus diesen Beobachtungen den Kern kurz herauszuschälen. Wir haben schon oben auf das den räumlichen Verhältnissen angemessene Wachstum der Cowperschen Drüsen hingedeutet. Wie wichtig die Rolle der parallelen

Entwickelung und des mit dem Bulbus wetteifernden Wachstums der Drüse für die äussere Form ihrer Ausbildung ist, geht aus der Beschreibung der älteren Entwickelungsstadien noch mehr hervor. Da sahen wir, wie oft die eine oder die andere Drüse in diesem Wettrennen die besiegte bleibt und sich lebenslang innerhalb der geschlossenen Räume des Bulbus entfalten muss. Die langen glatten Schläuche hingegen, welche sich rechtzeitig über die Bulbusgrenze hinausgeschoben haben, schicken ihre Sprossen in das gleichsam eroberte freie Terrain hinaus. Nach dieser ersten Periode der excessiven Arbeit, folgt ein langer Abschnitt der Ruhe für die Stammschläuche. Schon stehen ihre Sprösslinge auf einer höheren histologischen Differenzierungsstufe, bis sie sich entschliessen, diese einzuholen. Ja, sie begnügen sich jetzt nicht allein mit der morphologischen Umwandlung ihres Epithels, sondern lassen ihre Oberfläche durch eine Unmasse von kleinen alveolären Sprossen vergrössern, das Versäumte so nicht nur einholend, sondern im Endresultat weit überbietend. Die im Bulbus eingeschlossenen Drüsen hingegen lassen schon viel früher in fast der ganzen Länge des Ganges hochentwickelte Anhänge entstehen und die endgültige Umwandlung ihres Epithels geht mit der der anderen Drüsenteile zu gleicher Zeit und mit gleicher Intensität vor sich. Eigentliche Ausführungsgänge besitzen hiermit die Cowperschen Drüsen des Menschen nicht. Die langen Gebilde, welche die Samenharnröhre mit dem ausgedehnten Drüsenkörper verbinden, dürfen nicht als solche aufgefasst werden: sie sind den eigentümlichen räumlichen Verhältnissen angepasste secernierende Drüsenteile.

Die Erweiterungen in der Drüse sind so aufzufassen, dass der grosse, sogenannte centrale Hohlraum durch die gleichzeitige Verzweigung sämtlicher Hauptgänge bedingt wird und als Sekretreservoir dient; die niedrigere Beschaffenheit seiner tinktoriell

nicht von gewöhnlichem Deckepithel unterschiedenen Zellen betrachte ich ebenso als Vererbung einer durch funktionelle Anpassung verursachten Veränderung, wie die Entstehung dieser Erweiterung selbst, die sich noch bevor die Drüsen funktionieren und der Hohlraum als Reservoir benutzt werden kann, entwickelt (Selbstdifferenzierungen). Dasselbe Verhalten wiederholt sich, bloss quantitativ verschieden, bei der Weiterverzweigung der Hauptgänge.

Fassen wir jetzt die äussere morphologische Gestaltung der Cowperschen Drüsen während ihres ganzen hier geschilderten Entwickelungsganges ins Auge, so ergiebt sich ein Bild, welches vielleicht allgemeinere Bedeutung für die Drüsenentwickelung besitzt.

Die äussere Gestaltung unserer Drüse verändert sich vielfach im Laufe der Entwickelung. Diese Veränderungen hängen mit dem Auftreten der sekretorischen Elemente zusammen. In ihrer ersten Entwickelung erscheint die Drüse als ein einfacher Schlauch (Tubulus, tubulöse Einzeldrüse), später verzweigt sie sich (tubulöse verästelte Drüse), und sich noch mehr verästelnd wird sie zu einer tubulösen zusammengesetzten Drüse. Jetzt beginnt die Differenzierung der Epithelien. Die secernierende Fläche, welche sich so bildet ist nicht gross genug. Die räumlichen Grenzen einer Verzweigung sind durch die Nachbargebilde gegeben und so muss in Anpassung an diese die Vergrösserung der sekretorischen Fläche in einem sekundären Auftreten von Drüsenbläschen vor sich gehen, welchen Vorgang wir an dem Stammschlauch sehr schön verfolgen konnten. Dadurch erhalten wir als endliche Gestalt der Cowperschen Drüse des Menschen eine tubulo-alveoläre Form. Die allererste Erscheinung hat keine plastische Wiedergabe nötig. Mein Plattenmodell stellt die Drüse als eine tubulöse zusammengesetzte dar. Braus und Maziarski[1]),

[1]) Siehe Litteraturverzeichnis.



Dr
A
A
U

del. A. Vierling

von denen der erstere graphisch, der letztere plastisch einen Teil der Drüse rekonstruierten, waren die ersten, die allen Angaben der früheren Autoren widersprechend, ihren Bau als zusammengesetzt tubulo-alveolär resp. alveolär-tubulös beschrieben.

Durch obige Beobachtungen wird den Ausführungen Maziarskis eine ontogenetische Grundlage geschaffen und dadurch die Gültigkeit seiner Theorie der Vergrösserung der Sekretionsoberfläche unterstützt.

Auffallend früh beginnt die Sekretion der Cowperschen Drüsen, ein Umstand, welcher schon die Aufmerksamkeit von Vitalis Müller auf sich zog. Auch ich sah bei dem 280 mm Embryo schon sicher Sekret in einzelnen Drüsenschläuchen. Erklärlich wird diese Früh-Sekretion aus der Herkunft der Drüsen aus dem Ektoderm, über welche ich im allgemeinen Teil sprechen werde. Da auch andere Drüsen des Ektoderms (Talgdrüsen der Haut) bereits am Ende des fünften Monats funktionieren, so liegt also hierin nichts Exzeptionelles. Keinesfalls darf man aber diesen Prozess mit den in der Mamma und Prostata sich abspielenden Schwangerschaftsreaktionen (Halban 1905) analogisieren.

Ich möchte noch meine Befunde bei einer neugeborenen Ratte und einem zwei Tage alten Kaninchen mitteilen. Bei beiden stand die Entwickelungsstufe der Drüse weit hinter der des Menschen zurück. Bei der Ratte hatte bloss der Stammschlauch eine Höhlung, die Verästelungen waren durchwegs solid. Der Stammschlauch sowie die kurzen Äste waren sehr dick. Die eigentümliche topographische Lage der Drüsen und sonstige Einzelheiten sind aus der Abbildung zu ersehen (Textfig. Nr. 4). Besonders möchte ich die Aufmerksamkeit auf die keulenförmige Masse, in welcher die Drüse eingebettet liegt und welche als eine noch nicht ganz differente Muskelmasse erscheint, lenken. Die Lage der verzweigten Drüsenschläuche ist hier extrabulbär. Die Gänge verlaufen eine Zeitlang über

dem Bulbus, sie stehen voneinander ziemlich weit ab. Bei dem Kaninchen ist das Drüsenpaar etwas höher entwickelt. Die ersten Verästelungen besitzen schon ihren Hohlraum, welcher in dem Ausführungsgange ein ziemlich beträchtlicher ist. Die

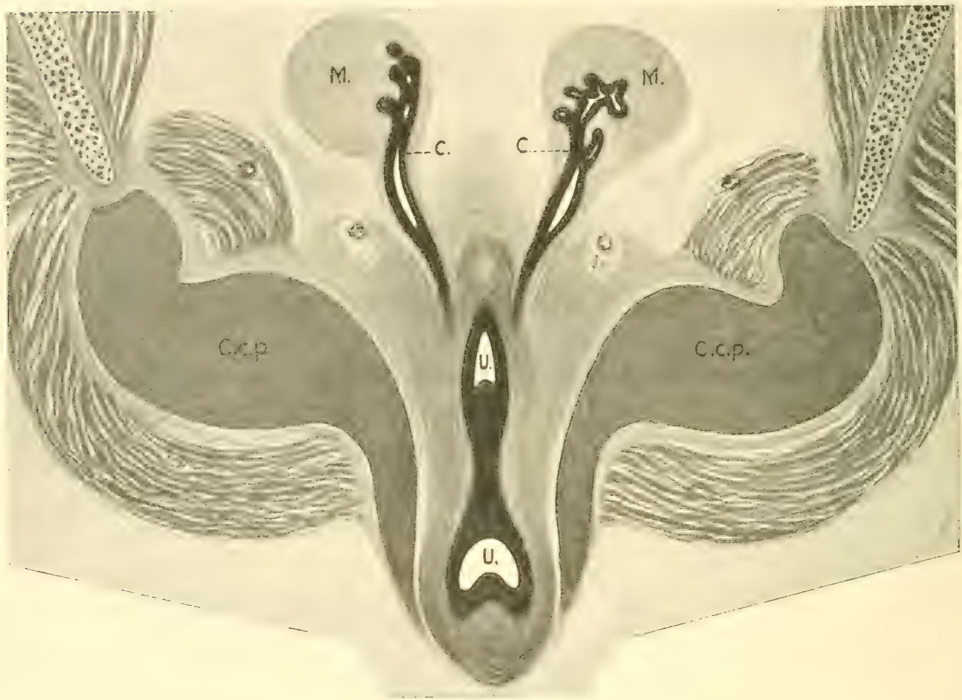


Fig. 4.

Cowpersche Drüsen einer neugeborenen Ratte (Vergrösserung 55 : 1).
C. C. Cowpersche Drüsen. U. Samenharnröhre. C. c. p. Corpus cavernosum penis.
M. Muskelkeule.

Art der Verästelung sieht der beim Menschen beobachteten frappant ähnlich. Die einzelnen Ästchen sind mit einer im Kreis angeordneten Hülle versehen, welche sich zu dem muskulösen Überzug derselben später umwandelt.

Im nachfolgenden stütze ich mich auf fremde Beobachtungen.

2. Beobachtungen anderer.

Keibel (1905) beschrieb die erste Entwickelung der Cowperschen Drüsen bei Echidna. Er konnte feststellen, dass die ersten Anlagen derselben im Ektoderm, an der Wurzel des Genitalhöckers entstehen (Embryo 45 a, grösste Länge 7,7 mm, Kopflänge 5 mm) und zwar ziemlich weit von der Medianlinie entfernt.

Durch die Bildung der Samenröhre, welche durch eine Zusammenbiegung der Ränder des Geschlechtsgliedes entsteht, nähern sich die Ursprungsstellen der beiden Drüsen mehr einander und kommen schliesslich an die Seitenwände des ventralen Divertikels zu liegen, aus welchen die Samenröhre ihren Ursprung nimmt. Die Muskulatur der Drüse sah er sich mit der ersten Entwickelung der Hautmuskulatur abspalten. Nach der Beschreibung, welche der Autor uns von diesem Vorgang giebt, möchte ich die Masse, welche wir um die Anlage der Cowperschen Drüse der Ratte herum sahen (Textfig. 4, S. 154) als analoges Gebilde betrachten. Bei Keibels Beuteljungen B erscheint die Drüse als ziemlich verzweigt und zwar findet man ein netzförmiges Weiterwachstum ihrer Elemente.

Die grosse Wichtigkeit obiger Befunde liegt auf der Hand Sie bilden sozusagen den Eckstein der Einteilung der Drüsen, die ich im allgemeinen Teil zu zeigen habe. Ich will nur noch auf zwei Einzelheiten aufmerksam machen. Bei Echidna ergiessen sich die Drüsen in die ventrale Ausbuchtung des Anfangsstückes der Samenröhre, beim Menschen an der hinteren Wand der Samenröhre fast in der Medianlinie. Dieser Umstand ist durch das Verschwinden des ektodermalen Ansatzstückes am entodermalen Sinus urogenitalis und durch die progressive Entwickelung des definitiven Dammes und des Bulbus leicht zu erklären. Er besitzt aber insofern grosse Wichtigkeit, weil er uns die vordere Wand der Samenröhre als den Urboden dieser

Drüsen bezeichnet. Die Betonung dieses Umstandes wird durch spätere Ausführungen näher beleuchtet werden.

Es bleibt noch die Frage nach der Abstammung der Muskulatur dieser Drüsen, welche ich kurz berühren möchte. Die Drüse ist beim Menschen mit einer doppelten Muskulatur versehen. Einerseits ist sie von den einzelnen Alveolen angefangen durch eine glatte Muskelhülle umgeben, welche die Stammschläuche bis zu ihrer Einmündung überzieht, andererseits sind die Acini (Alveolengruppen) voneinander durch Züge von in jeder Richtung verlaufenden quergestreiften Muskelfasern getrennt, welche sich aber auf die Ausführungsgänge nicht erstrecken. Die vor Keibels Arbeit herrschende Ansicht über die Abstammung der glatten Muskulatur der Drüse ging dahin, dass diese vom Canalis urogenitalis stamme. Die obigen ontogenetischen Befunde zeigen, dass die glatte Muskulatur als ein Abkömmling der Hautmuskulatur zu betrachten sei. Die quergestreifte Muskulatur dagegen besitzt nur, glaube ich, sekundäre — anfangs wohl nur topographische — Beziehungen zu der Drüse, aus welchen sich allmählich ein physiologisches Verhältnis bildet.

Die Arbeit Rauthers (1904) beschäftigt sich wenig mit der Entwickelung der Cowper'schen Drüse, die Stutzmann's (Zeitschrift für Naturwissenschaft, Halle 1899, B. LXXI) ist eher schematisch und enthält keine Daten, durch welche obige Befunde sich ergänzen oder unterstützen liessen.

Die vergleichend-anatomischen Beobachtungen über Vorkommen, Zahl und allgemeine histologische Charakteristik unserer Drüsen kann ich sehr kurz zusammenfassen. Ihr Vorkommen ist von den Monotremen angefangen fast bei allen Säugetieren festgestellt. Fehlen sollen sie nach der Zusammenstellung Disselhorsts nur bei den Sirenen, Walen, Delphinen, Canidae und einzelnen Arten anderer Ordnungen wie z. B. dem Elefanten. Über die Richtigkeit dieser Angaben könnte nur eine genaue

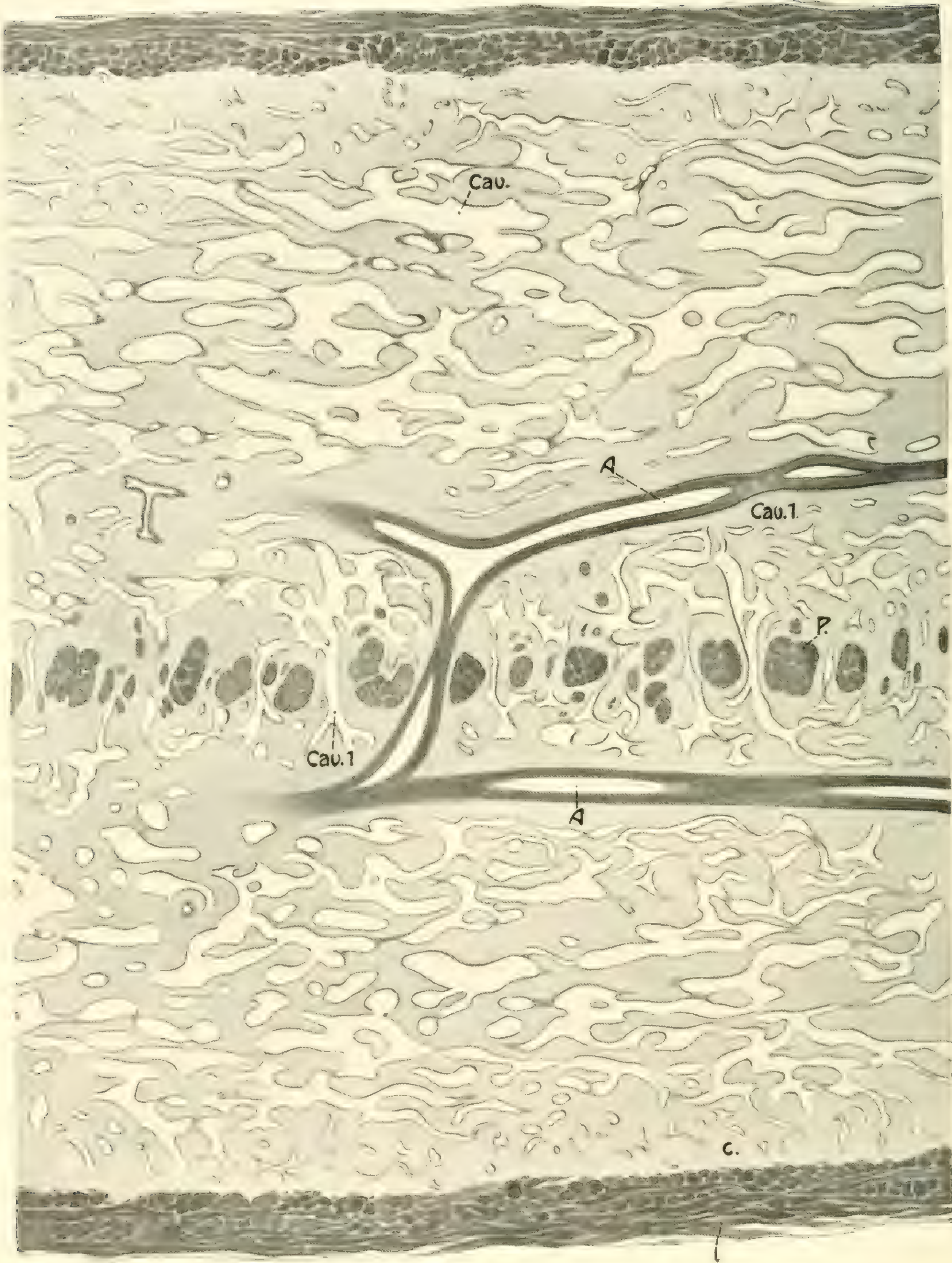


Fig. 1.

del. A. Vierling.



Fig. 2.

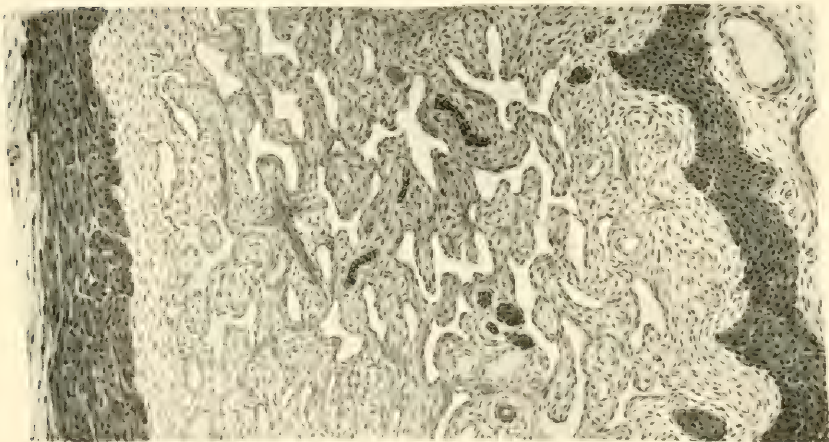


Fig. 3.

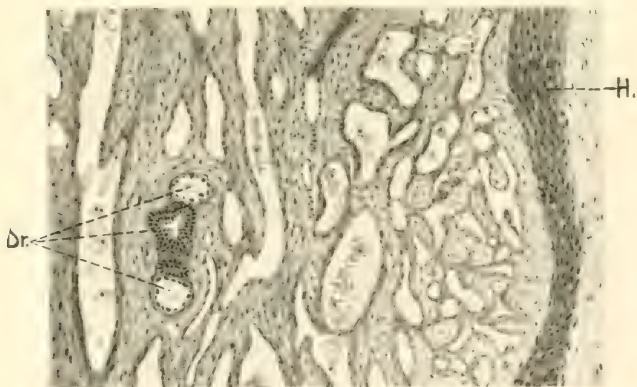


Fig. 4.

Verlag von J. F. Bergmann in Wiesbaden.

mikroskopische Untersuchung entscheiden. Meistens sind sie paarweise vorhanden. Im allgemeinen ist es ein Paar, bei den Marsupialiern kommen öfters mehrere Paare vor, und auch bei Plecotus und Lepus waren zwei Paare zu entdecken. Das fast regelmässige Vorkommen accessorischer Drüsen beim Menschen weist auch auf die ursprüngliche Multiplizität dieser Drüsen hin. Ihre histologische Charakteristik stimmt in den Beschreibungen der einzelnen mikroskopisch untersuchten Arten gut überein, und zeigt keine wesentlichen Abweichungen von dem Bau der menschlichen Drüse.

β. Die kleinen Drüsen des ektodermalen Mündungsstückes.

Die übrigen Drüsen dieses Traktes sind nicht zu einer so mächtigen Entwickelung gelangt. Sie sollen den Stoff unserer weiteren Ausführungen bilden.

Es ist in der ganzen, die kleinen Drüsen der „Harnröhre" betreffenden Litteratur ein merkwürdiges Chaos zu verzeichnen. Dieses ist auf die Verschiedenheit ihrer Bezeichnung durch verschiedene Autoren zurückzuführen. Sie werden Littre'sche oder Urethraldrüsen genannt, ohne Rücksicht auf ihre verschiedene topographische Stellung, ihr verschiedenes histologisches Verhalten und, wie ich zeigen werde, auf ihren ontogenetischen Wert. Selten hat die Übernahme einer falsch gebrauchten Bezeichnung der menschlichen Anatomie in die vergleichende eine solche Verwirrung gezeitigt, wie in unserem Falle. Littre (Description de l'urèthre de l'homme. Histoire de l'Acad. royale des sciences. Paris 1771, p. 712 — zitiert noch Robin und Cadiat) will ich selbst sprechen lassen. Er äussert sich folgendermassen: „La deuxième glande placée entre les deux membranes de l'urèthre immédiatement après la glande prostate, du côté du gland (?), est une glande qui n'a point de nom, parce qu'elle n'a pas encore été décrite. Cette glande est d'une couleur

rouge foncée; elle forme autour de l'urèthre, large d'un pouce et épaisse de deux lignes, et perce la membrane intérieure de l'urèthre dans toute sa circonférence, par un grand nombre de conduits excrétoires qui versent dans ce canal la liqueur qui la glande filtre. Cette liqueur est un peu mucilagineuse et par conséquent propre à enduire le canal de l'urèthre". Es ist klar, dass die Drüse in der beschriebenen Form nicht existiert, es ist sogar schwer eine Vermutung darüber anzustellen, was Littre eigentlich beschrieben hat. Ich sehe nicht ein, warum die Verständlichkeit unserer Untersuchungsergebnisse dadurch gefährdet werden soll, dass man einem Beobachtungsfehler ein dauerndes Denkmal setzt. Der eine Untersucher bezeichnet als Littre'sche Drüsen diejenigen der Pars cavernosa, der andere sämtliche Drüsen der ganzen Harnröhre, während ein dritter bloss die der Pars membranacea so benennt. Fast sämtliche anatomische Handbücher haben diese Nomenklatur in variierender Ausdehnung gebraucht und dadurch gewiss nicht viel dazu beigetragen, die Begriffe über diesen Gegenstand zu erläutern. Die Bezeichnung dieser Drüsen als „Urethraldrüsen", ist wegen der Allgemeinheit der Benennung nicht brauchbar. Wir müssen sie so bezeichnen können, dass die ontogenetischen Unterschiede zwischen ihren einzelnen Gruppen dadurch sofort klar zu tage treten können. Dabei werden wir mit einem Worte nicht auskommen, und werden der Verständlichkeit und klarer Übersicht willen etwas von der Bequemlichkeit opfern müssen. Ich schlage vor, diese Drüsen als „ektodermale Samenröhrendrüsen", die des nächsten Abschnittes als „entodermale Kloakendrüsen" zu bezeichnen. Wenn die Bedeutung der entwickelungsgeschichtlichen Einteilung der Samenharnröhre bei Echidna sich allgemein bestätigen und in das allgemein wissenschaftliche Bewusstsein übergegangen sein wird, kann man statt dieser etwas schwierigen Bezeichnung die kongruente der topographischen Anatomie gebrauchen.

Herzog hat in seinem Aufsatze das erste Auftreten dieser

Drüsen beschrieben. Auch er nennt alle kleinen Drüsen der „Harnröhre“ Littresche Drüsen; da er sie aber topographisch näher bezeichnet, kann man sich bei ihm gut orientieren. Was ich hier über die erste Entwickelung der ektodermalen Samenröhrendrüsen sagen werde, sind teilweise Wiederholungen seiner

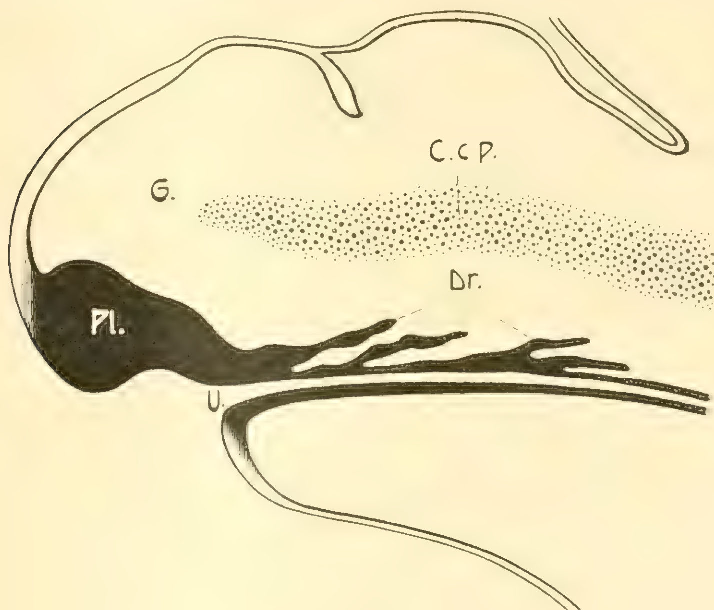


Fig. 5.

72 mm langer menschlicher Embryo, männlich (Vergrösserung 40 : 1). Sagittalschnitt. G. Glans. C. c. p. Corpus cavernosum penis. U. Hypospadische Mündung der Samenharnröhre. Dr. Drüsen. Pl. Urethralplatte.

Untersuchungsresultate, die ich an demselben Material (s. S. 140) bestätigte. Ich konnte bei dem Embryo von 60 mm Rumpflänge die erste Anlage einer solchen Drüse in Form einer soliden, kurzen Epithelwucherung entdecken. Dieselbe sass der vorderen Wand des ektodermalen Mündungsstückes auf, unweit von der diesem Entwickelungsgrad entsprechenden hypospadischen Ausmündung derselben. Bei dem 65 mm langen Embryo

konnte ich zwei ebensolche beobachten. Ihre Ausknospungsstelle fiel mit dem vordersten Punkt der Wand zusammen. Serie IV enthielt Drüsen desselben Entwickelungsgrades, nur waren sie hier etwas zahlreicher. Serie V zeigt uns einen eigentümlichen Umstand. Die kaudalste Drüse bildet sich nämlich in einem Gebiete aus, wo sich die Samenharnröhre noch gar

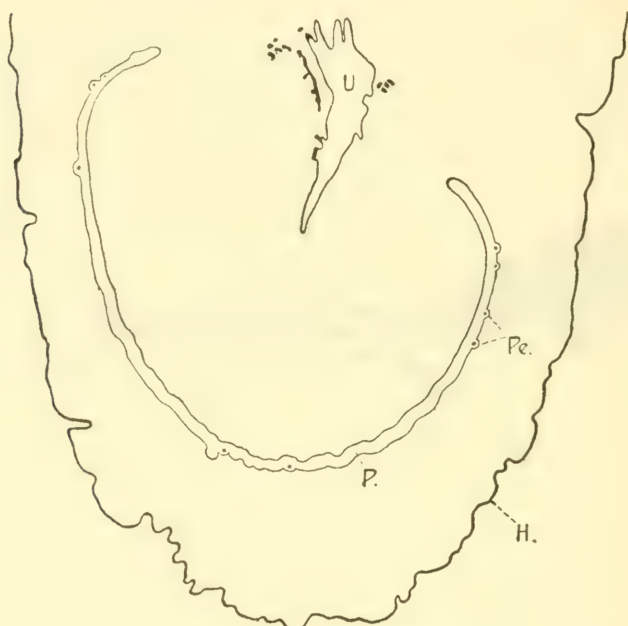


Fig. 6.

8 Monat alter menschlicher Embryo (Vergrösserung 12 : 1). Übersichtsbild. Glandulae glandis.
U. Samenharnröhre. Ringsherum die Drüsen. P. Präputialsack zusammengeklebt, darin Pe. die Epithelperlen. H. äussere Haut.

nicht geschlossen hat! In Serie VI sehen wir die kaudalste Drüse gerade von der Mündungsstelle der Samenharnröhre abgehen. (Textfigur 5). Schon in der Serie V finden wir einzelne Drüschen, welche von den Seitenwänden der Samenharnröhre hervorknospen. Ein Lumen erhalten diese Drüsen erst bei dem

105 mm langen Embryo, und zwar zuerst die an der vorderen Wand. Im gleichen Stadium ebenfalls auf der vorderen Wand findet die erste Verästelung statt. An der hinteren Wand fand ich erst bei dem 120 mm langen Embryo eine Drüse. Der leicht vorstellbare Entwickelungsgang bewegt sich zwischen den vorhin skizzierten Grenzen, bis wir es bei dem acht Monate alten Embryo schon mit grösstenteils differenten Drüsen zu tun haben, welche sich von der Cowperschen Drüse morphologisch nicht unterscheiden lassen. Auch in der Pars glandularis konnte ich hier Drüsen finden. (Textfiguren Nr. 6 u. 7.) Sie standen ihrem späteren Entstehen gemäss auf einer niedrigeren Stufe der Differenzierung als die übrigen Drüsen der sekundären Samenröhre. Wenn man im allgemeinen behauptet, dass dieser Teil der Samenröhre keine Drüsen besitzt, ist man, glaube ich, im Irrtum, da sich eine Zurückbildung der Drüsen dieser Strecke kaum annehmen lässt. Allerdings steht eine Untersuchung speziell dieser Strecke der Samenharnröhre des Erwachsenen noch aus. Damit das ganze Bild der Entwickelung dieser Drüsen dem Leser vorgeführt wird, will ich meiner Beschreibung drei Abbildungen solcher



Fig. 7.

8 Monat alter menschlicher Embryo (Vergrösserung 39 : 1).
Glandulae glandis mit der Samenharnröhre u. Drüsenepithel schwarz.

Drüsen beim Erwachsenen anschliessen. Auf der ersten Abbildung (Taf. 17/18, Fig. 3) ist die Einmündung einer Drüse des ektodermalen Mündungsstückes wiedergegeben, damit man den scharfen Übergang zwischen dem Epithel desselben und dem der Drüse sehen kann. Die beiden anderen Abbildungen stellen Querschnitte der einfachen und der verästelten Drüse dar. (Taf. 17/18, Fig. 2 und Tafel 15/16, Fig. 5). Die grosse Ähnlichkeit, ja vollkommene morphologische Identität mit der Cowperschen Drüse fällt auf den ersten Blick auf. Die Drüsenzellen zeigen dieselbe tinktorielle Reaktion und haben ganz ähnliche Gestalt und Anordnung wie bei der oben beschriebenen Drüse (vergl. Figg. 2 u. 4, Taf. 17/18). Der ganze verästelte Schlauch, welcher überall mit wandständigen Alveolen besetzt ist, bildet eine einzige secernierende Drüsenfläche von einheitlicher Beschaffenheit. Wenn man vom Vorkommen eines geschichteten Plattenepithels in denselben spricht, dann muss ich — sofern nicht eine pathologische Metaplasie vorlag — das als eine unrichtige Deutung von Flächenschnitten bezeichnen, welche durch die wechselvolle Drehung der Oberfläche des Epithels hervorgerufen, oft vorkommen. Auch diese Drüsen haben keinen eigentlichen Ausführungsgang. Sie sind gleichsam Verkleinerungen der Cowperschen Drüse.

Auch hier hält die histogenetische Entwickelung mit der Umwandlung ihrer äusseren Gestaltung Schritt. Um das zu dokumentieren, muss man nur Herzogs und Maziarskis Rekonstruktionen vergleichen. Die Herzogs giebt den Typus der embryonalen Drüse wieder, die Maziarskis den des Erwachsenen. Die Drüse des Embryo ist eine tubulöse, die Drüse des Erwachsenen eine alveolär-tubulöse. Dass die Vergrösserung der Sekretionsoberfläche die oben beschriebene Art wählen muss, erklärt sich aus dem durch die Hüllen des Corpus cavernosum urethrae beschränkten Gebiet ihrer möglichen Ausbreitung. Ebendadurch ist der sehr schräge Verlauf der in das Bereich

der abgespitzt endigenden Anfangsteile des Corpus cavernosum urethrae fallenden Drüsen zu erklären.

Wenn wir uns nun all das bei der Beschreibung der Cowperschen Drüsen Besprochene in die Erinnerung zurückrufen, können wir dahin konkludieren, dass die Drüsen des ektodermalen Mündungsstückes einen völlig übereinstimmenden histologischen Charakter zeigen und dieselben nicht nur als eine topische Gruppe einheitlich sind, sondern auch eine abgeschlossene morphologische Einheit bilden. Die ontogenetisch älteste und zu höchster Entwickelung gelangte unter ihnen ist die sogenannte Cowpersche Drüse. Ob die ontogenetisch frühe Anlage dieser Drüse durch ihre exzessive Grösse bedingt ist, oder ob sie auch phylogenetisch die älteste ist, das vermag ich nicht zu entscheiden, bin aber geneigt, der ersten Vermutung mehr Wahrscheinlichkeit beizumessen.

Eine phylogenetische Erklärung für die Regelmässigkeit des ersten Auftretens dieser Drüsen auf der vorderen Wand der Samenharnröhre lässt sich unschwer geben. Die Samenröhre ist phylogenetisch als die Vervollkommnung der Samenrinne zu betrachten. Die Samenrinne entwickelt auch ihre Drüsen, und wir sehen es ja sogar noch in der menschlichen Entwickelung, wie Drüsen von dieser Rinne abgehen. Die Stelle der Entstehung derselben entspricht der vorderen Samenröhrenwand, diese der Samenrinne. Auch bei den Monotremen treffen wir sogar die Mündung der Cowperschen Drüsen auf der ventralen Samenröhrenwand.

Weder bei der neugeborenen Ratte, noch bei dem 2 Tage alten Kaninchen konnte ich irgendwelche Spuren der Drüsen des ektodermalen Mündungsstückes entdecken. Nach Rauther, der zuletzt diese Tiere gründlich untersuchte, ist die Urethra bei der Maus „mit einer ziemlich starken Ringschicht, die in mehrere kleinere und grössere Lappen geteilt ist", umgeben und zwar in einer Ausdehnung „vom oberen (?) Teil der Pars caver-

nosa urethrae an, bis etwas über die Ausmündungsstelle der Vasa deferentia aufwärts". Von Drüsen also, welche in der Pars cavernosa, vor der Einmündung der Cowperschen Drüsen liegen, spricht er nicht. Ich muss hier bemerken, dass ich auch von den oben erwähnten Drüsen Rauthers bei der neugeborenen Ratte nichts gesehen habe, was aber nach unseren früheren Ausführungen leicht zu erklären ist. In Stutzmanns Arbeit fand ich keine bestimmte Angaben über Entwickelung und Ausbreitung dieser Drüsen. Bei Lepus habe ich keine speziellen Angaben über die kleineren Drüsen des ektodermalen Mündungsstückes finden können, wie überhaupt in der ganzen vergleichend anatomischen Litteratur über diese Drüsen nur sehr spärliche brauchbare Angaben gemacht worden sind. Diese Ungenauigkeit haben wir der bequemen Bezeichnung „Urethraldrüsen" zu verdanken. Wir dürfen trotzdem an ihrem allgemeinen Vorkommen nicht zweifeln.

Nach dem oben Ausgeführten scheint mir der Charakter der Drüsen des ektodermalen Mündungsstückes festgestellt. Die ganze Drüsengruppe erscheint ebenso genetisch wie morphologisch einheitlich und zwar in einer Form, welche sich von den übrigen Drüsen der Samenharnröhre unterscheidet. Die Cowpersche Drüse ist als die eminent entwickelte Vertreterin dieser Drüsengruppe zu betrachten.

Was die accessorischen Cowperschen Drüsen anbelangt, welche wir so oft teils als eine unpaare, teils häufiger als paarige Drüse zu beobachten hatten, so hat es eigentlich nach dem oben Gesagten keinen rechten Zweck, sie mit diesem besonderen Namen zu belegen. Embryonal kommen sie fast bei jedem untersuchten Objekte vor, je älter dasselbe ist, desto sicherer. Wir können in ihnen bloss einzelne an atypischer Stelle entwickelte Vertreterinnen der Stammform, oder aber einen Fingerzeig auf die ursprünglich multiple Anlage der Cowperschen Drüsen erblicken. Wenn sie weiter kranial von der Einmündung

der letzteren liegen, sind sie als Verschiebungen in ein fremdes Gebiet zu betrachten.

Den Ausdruck „accessorische Cowpersche Drüse" möchte ich nur für die makroskopisch wahrnehmbaren, also exzessiv entwickelten Exemplare reservieren.

c) Die Drüsen des entodermalen Kloakenstückes.

Der Versuch, diese Gruppe zu präzisieren, verursachte mir die grössten Schwierigkeiten. Die Ursache derselben liegt einesteils in der Spärlichkeit der ontogenetischen Untersuchungen, andererseits in den nahen Lagebeziehungen der Hauptvertreter dieser Gruppe zu Drüsen der folgenden, und in den dadurch verursachten vielfach irrtümlichen vergleichend anatomischen Homologisierungen. Ich möchte an einem Beispiel zeigen, wie leicht und sicher in diesem Fall die Fragen der Homologie durch ontogenetische Untersuchungen zu lösen sind. Die relativ einfachen Verhältnisse der Entwickelung komplizieren sich vielfach, da dieselbe mit der Geburt nicht beendet ist, in der extrauterinen Lebensperiode. Diejenigen Drüsen, welche mit den geschlechtlichen Funktionen des Individuums enger zusammenhängen, erfahren in der postembryonalen Entwickelung nicht nur unverhältnismässig grosse quantitative, sondern auch tiefgreifende morphologische Veränderungen. Bei den Nagern ist im ausgebildeten Zustand bekanntlich ein ganz ausserordentlich hoher Entwickelungsgrad dieser Drüsen zu beobachten, welcher mit einer exzessiven geschlechtlichen Tätigkeit und wahrscheinlich auch mit der Einrichtung des Vaginalpfropfes zusammenhängt. Dass wir hier der menschlichen Anatomie gegenüber mit einem gewaltigen Plus zu rechnen haben, liegt auf der Hand. Und doch können wir noch bei Neugeborenen derselben Tiere unsere ontogenetische Einteilung mit Leichtigkeit durchführen, ja der Entwickelungsgrad dieser Drüsen steht bei diesem Stadium noch weit hinter demselben beim neugeborenen Menschen zurück.

Man darf den natürlichen Weg, welchen die Entwickelung uns zeigt, nicht verlassen und sich nicht ganz der deskriptiven Anatomie anvertrauen.

Es giebt zwei grosse Fehlerquellen, welche man bei einer Einteilung, auf Grund der deskriptiven Anatomie, nicht vermeiden kann.

Diese sind 1. das Abortivwerden dieser Drüsen bei einzelnen Arten neben excessivem Wachstum bei anderen, 2. die Verschiebung einzelner Drüsen in ontogenetisch fremde Gebiete. Die erste Fehlerquelle kann zwar durch eine sorgfältige mikroskopische Untersuchung bei gut konserviertem Material umgangen werden, da sich auch beim fertigen Tier meistens noch Reste der abortiven Drüsen werden nachweisen lassen. Doch diese Anforderung wird durch die Mehrzahl der Untersuchungen auf unserem Gebiet nicht erfüllt, namentlich da nicht, wo es sich um die in Abredestellung der einen oder der anderen grossen Drüse bei irgend einer Species handelt. Die zweite Fehlerquelle kann bei einer deskriptiven Bearbeitung gar nicht vermieden werden und trug zu der Verwirrung um so mehr bei, da die Möglichkeit einer topographischen Homologisierung ausserordentlich einladend war. Wie leicht man sich bei einer solchen topographischen Einteilung irren kann, möchte ich wieder an einem Beispiel verdeutlichen. Die Samenblasen zeigen vielfach die Tendenz, sich von ihrem eigentlichen Mutterboden, der Samenröhre, abzutrennen und sich in das entodermale Kloakenstück zu ergiessen. Das ist ein Verhalten, welches wir sogar in der postembryonalen Entwickelung in seiner ganzen Ausdehnung zu beobachten im stande sind (z. B. bei einigen Nagern). Ohne mich hier auf die spezielle Beurteilung dieses Falles und die mannigfachen Irrtümer in den Homologisierungen einzulassen, welche durch ihn gezeitigt werden, wollte ich nur allgemein vor Eintritt in die spezielle Beschreibung darauf hinweisen, wie vorsichtig die ausgebildeten Formen gerade hier zu bewerten sind.

In der vergleichenden Anatomie verhält es sich mit der drüsigen Besetzung des entodermalen Kloakenstückes folgendermassen: Seine ganze Länge ist mit Drüsen versehen, welche sehr verschiedenartig sind und einen verschiedenen Höhegrad der Entwickelung darstellen. Als ein allgemeines Verhalten können wir bezeichnen, dass sich die Hauptmasse drüsiger Differenzierung auf seinem kranialen Ende — um den Anschluss an die Samenröhre herum — konzentriert. Es soll uns noch später die Gesetzmässigkeit der Abgrenzung der einzelnen Teile der Samenharnröhre durch die Einmündungsstelle grosser Drüsen beschäftigen. Es finden sich einmal hier die genannten Prostatadrüsen, welche ein recht verschiedenes morphologisches Verhalten zeigen. Ausserdem können als allgemeine drüsige Bekleidung dieses Stückes auf der ganzen Länge verstreute sogenannte „Urethraldrüsen" vorkommen, ein Zustand, welcher von den Monotremen ausgehend mit quantitativen Schwankungen überall beobachtet wurde. Ich selbst habe homologe Gebilde für die menschliche Samenharnröhre bezeichnen können (siehe I. Abschnitt S. 91). Diese Drüsen scheinen, wie Untersuchungen der menschlichen Harnblase bestätigen, in dem ganzen von der entodermalen Kloake stammenden Gebiet der Samenharnwege vorhanden zu sein. Die Drüse, welche man in der Anatomie Prostata nennt, stellt einen topographisch bestimmten Bezirk dieser Drüsen vor, welcher eine mit einer höheren Differenzierung verbundene grössere Entfaltung zeigt.

Ich betrachte also diese Drüsen als eine Gruppe und leite sie alle von dem Boden der entodermalen Kloake ab: Kloakendrüsen. In dem Verhältnisse zwischen den kleinen Kloakendrüsen und der grösseren, der Prostata, sehen wir ein schwankendes Verhalten. Bald geht bei einer allgemein stärkeren Entwickelung der kleinen Drüsen die Differenzierung der Prostata abhanden (Monotremen, Marsupialier), bald begleitet die excessive Entwickelung derselben auch noch ein massiges Auftreten der

Prostata (Chiropteren, Insektivoren, Nager, insbesonders Murinen). Ein drittes Mal ist wieder die Prostata gut entwickelt, während die Drüsen auf einer niedrigeren Entwickelungsstufe verbleiben (Carnivoren, Primaten). Der Entwickelungsgrad der Prostata zeigt bei den verschiedenen Arten sehr beträchtliche Schwankungen. Wenn die ganze bei der Einmündung der Samenröhren gelegene topographische Gruppe der Kloakendrüsen um die Samenharnröhre herum eine gleichmässige Entfaltung erreicht, entsteht ein Ring, welcher dieselbe ganz umschliesst. Es können sich aber auch einzelne Partien dieses Ringes divergierend entwickeln, während andere auf einer niedrigeren Stufe verbleiben, oder sich ziemlich ganz zurückbilden. Durch die erstere Art entstehen Formen, welche ausser kleineren Drüschen um die Samenharnröhre herum mächtige Drüsen von lappigem Bau zeigen und dadurch zur Annahme von verschiedenen Prostatadrüsen, oberen Cowperschen Drüsen u. s. w. beigetragen haben. Durch die zweite Art der Entwickelung entstehen Formen, wie sie z. B. bei dem Menschen vorkommen, wo wir neben einem sicher in Rückbildung begriffenen vorderen Lappen (Isthmus prostatae der anatomischen Nomenklatur) eine wohl entwickelte hintere Abteilung unterscheiden können u. s. w. Dieses Verhalten möchte ich an meinen ontogenetischen Untersuchungen noch weiter erläutern.

Ich fand das erste Auftreten der prostatischen Drüse beim Menschen schon bei einem Embryo von 45 mm, also viel früher wie Pallin (1901), der sie erst beim 60 mm langen Embryo beobachtete. Die erste Anlage besteht aus einer kleinen, an der typischen Stelle befindlichen Knospe der hinteren Samenröhrenwand. Bei einem 60 mm langen Embryo wurde die Drüse schon durch vier kurze Knospen vertreten. Im übrigen habe ich dazu, was Pallin über die Entwickelung der Drüse sagt, nichts hinzuzusetzen. Nur möchte ich das Verbleiben auf einem relativ geringen Entwickelungsgrad der Cowperschen Drüse gegenüber

betonen. Die Prostata des acht monatlichen Embryos stand bei weitem nicht auf einer Entwickelungsstufe, welche man als eine funktionsfähige nennen könnte, während dies bei der Cowperschen Drüse wohl der Fall ist. Die graphischen Rekonstruktionen, die ich wiedergebe (Taf. 15/16, Figg. 6—9), stammen von dem 28 cm langen Embryo und zeigen uns Drüsen, welche die ersten Zeichen einer beginnenden Verzweigung schon an sich tragen. Ein ähnliches morphogenetisches Verhalten, wie ich es für die Drüsen des ektodermalen Mündungsstückes beschrieben habe, ist auch hier nicht zu verkennen und erreicht ihren Gipfelpunkt wohl in dem Modelle Maziarskis, nach welchem die tubulös entstandene Drüse als eine alveolär-tubulöse zu bezeichnen ist.

Die schönen Beobachtungen Pallins betreffen die Rückbildung des vorderen Lappens. Er konnte durch Vergleichung verschiedener Entwickelungsgrade nachweisen, dass die anfangs sich anlegenden Drüsen sich nicht alle entwickeln, sondern sich zum Teil zurückbilden. Dies gilt natürlich nur, wie ich hinzufügen möchte, wenn von vornherein keine grossen individuellen Schwankungen des Drüsenbestandes in der Entwickelung vorkommen.

Bei der neugeborenen Ratte fand ich höchst einfache Verhältnisse vor, wie schon oben (S. 165) erwähnt wurde. Bei dem zwei Tage alten Kaninchen war die paraprostatische Urethraldrüse Rauthers (Glandula Cowperi superior Stilling) durch gewisse morphologische Verschiedenheiten schon zu erkennen. Es erleidet keinen Zweifel, dass diese Drüse bloss eine andere Richtung der Differenzierung der Kloakendrüsen darstellt.

Die Kloakendrüsen bilden also eine einheitliche Drüsengruppe: Ihre Einheitlichkeit könnte durch einige besonders entwickelte Partien derselben in Frage gestellt werden; doch waren dieselben ontogenetisch unschwer von der einheitlichen Form abzuleiten.

Es liegt jedoch noch ein anderer Einwand gegen meine Einteilung nahe, und deshalb möchte ich mich noch mit einem auch im allgemeinen Teil zu berührenden ontogenetischen Verhältnis beschäftigen. Ich meine die Beziehungen der Samenröhre (Urnierengang) zu dem Ureter (Metanephrosgang). Die Ureteren werden bei den Säugern als Ausknospungen des Urnierenganges angelegt. Dadurch wird ein Stück der Samenröhre als gemeinsamer Samenharnweg benützt. Dieses Stück verschwindet aber im Laufe der Entwickelung und ich nehme an, dass dieses Verschwinden durch eine kontinuierliche Abspaltung der Harnwege zu begründen sei. Das weitere Verhalten der nun separierten Gänge muss dem Zusammenwirken sekundärer Wachstumsvorgänge und einer aktiven Wanderung der Gänge zugeschrieben werden. Es ist aber dieses Verhalten auch anders gedeutet worden. v. Mihálkovics (1885), der darauf zuerst aufmerksam machte, sagt, dass der Allantoisschenkel — so nennt er das gemeinsame Stück Samenharnweg — allmählich in die Kloake aufgenommen wird. Die Kloake selbst schliesst er ganz aus der Bildung des „Urogenitalkanals“ aus. „Die Kloake hat an der Bildung des Urogenitalkanals gar keinen Anteil.“ Keibel schliesst sich zwar der Ansicht v. Mihálkovics' in der Art und Weise des Verschwindens des Allantoisschenkels an, doch betont er, dass davon nur ein Teil der Harnblasen-Harnröhrenanlage entstammt.

Wenn dieser Prozess also wirklich so vor sich ginge wie diese beiden Forscher supponieren, — denn Beweise dafür lassen sich kaum erbringen — so entstände gerade dieser Teil der Samenharnröhre, auf welchem sich die Prostata entwickelt, aus den Wolffschen Gängen, und hiermit wäre diese Drüse als ein Abkömmling der Samenröhre zu betrachten. Auch Mansell-Moullin (1895) und Walker (1899) verliehen dieser Ansicht in Form einer Vermutung Ausdruck.

Für diese Annahme könnte man ausser dem oben beschriebe-

nen hypothetischen Entwickelungsgang noch folgende Stützpunkte herholen; es ist vielfach zu lesen, dass das Epithel des Colliculus seminalis einen anderen Charakter zeigt wie das der übrigen Teile jener Gegend. Dieser Befund ist aber nicht beständig, und deutet eigentlich auch nicht auf eine Teilnahme der Wolffschen Gänge an der Bildung dieses Teiles hin, sondern kann durch die Verschiebungen zu erklären sein, welche an der Berührungslinie zweier ontogenetisch fremder Gebiete konstant vorkommen. Dass Felix (1901) auf dem Ductus ejaculatorius des entwickelten Menschen zwei Anhangsgebilde gefunden hat, welche ganz den Charakter prostatischer Drüsen hatten, möchte ich durch eine Verschiebung in entgegengesetzter Richtung (von dem Kloakenstück auf die Samenröhre zu) erklären. Diesen Verschiebungen die obigen Rollen zuzumuten, erscheint mir wahrscheinlicher, als wenn wir die mächtigen vorderen Prostatadrüsen mancher Tiere durch eine entgegengesetzte Verschiebung (die der Wolffschen Gänge) erklären wollten. Endlich haben wir schon das Vermögen der Samenblasen erwähnt, sich von der Samenröhre abzuspalten und selbständig in das entodermale Kloakenstück zu münden. Wie diese Abspaltung vor sich geht, ob sie eine Loslösung von der Samenröhre oder ein Einverleiben des Endstückes der Samenröhre in die Kloake darstellt, darüber ist noch nichts Genaueres bekannt. Ich sehe darin eine Loslösung infolge der funktionellen Aufgabe dieser Gebilde. Diese Ansicht wird dadurch unterstützt, dass die Abspaltung in vielen, wenn nicht in allen Fällen eine postembryonale ist.

d) Die Drüsen der Samenröhre.

Möglicherweise sind die Drüsen der Samenröhre, und nicht, wie vielfach angenommen wurde, die Cowperschen Drüsen, phylogenetisch die ältesten drüsigen Anhänge der Samenröhre, da bei den Fischen Drüsen des Wolff'schen Ganges beobachtet werden. Es ist jedoch noch nicht untersucht worden, ob diese

Gebilde homolog denjenigen der Säuger sind. Ich beschäftige mich im folgenden nur mit den Verhältnissen bei Säugern.

Das erste Auftreten dieser Drüsen beim Menschen konnte ich etwas früher wie die bisherigen Untersucher beobachten. Sie waren bei dem 68 mm langen Embryo schon als mit Lumina versehene Ausstülpungen der Samenröhre zu entdecken. Wegen der weiteren Entwickelung muss ich auf die Arbeit Pallins verweisen, welche aber noch durch histogenetische Untersuchungen zu ergänzen wäre. Pallin zeigt, dass die Samenblase ontogenetisch als eine stark entwickelte Glandula vasis deferentis zu betrachten sei; der Bau der Ampullendrüsen, welcher der Samenblase sehr ähnlich ist, berechtigt wohl dazu, diese ebenso zu deuten. Die Drüsen der Samenröhre kommen, ähnlich wie die Kloakendrüsen, in einer ziemlich divergenten Entwickelung bei den Säugetieren vor. Es liesse sich auf Grund des jetzigen Standes der Frage in der vergleichenden Anatomie schwer eine Gruppierung derselben geben. Bei vielen Klassen, welchen diese Disziplin das Vorhandensein solcher Drüsen abspricht, wären sie durch ontogenetische Untersuchungen vermutlich nachweisbar. Über die kleinen Drüsen des Samenleiters kann man sich nämlich auf Grund makroskopischer Untersuchungen, oder des Verarbeitens eines mangelhaften mikroskopischen Materials kein Urteil verschaffen, und die grossen sind als solche vielen Morphologen durch die mehrmals berührte Abspaltung von ihrem Mutterboden entgangen.

Wir können bei diesen Drüsen zwei Hauptformen der Entwickelung unterscheiden. Die allgemeinere Form ist die, dass sie in Gestalt secernierender Säckchen (Alveolen) in der Wand der Samenröhre verborgen sind, resp. dass sie durch ihre Anhäufung die sogenannten Ampullen bilden. Dass diese Drüsen einen niedrigeren Grad der Entwickelung darstellen, werden wir später ableiten können. Diese niedrigere Ausbildung geht sogar vielleicht mit einer langsamen physiologischen Ausschal-

tung dieses Drüsengebietes Hand in Hand. Die andere Form, welche wir für die kleinen Drüsen nur bei den Murinen und dem Hamster beschrieben finden, stellt frei über die Wand der Samenröhre hinausgehende schlauchige Gebilde vor. Hier muss ich der Vermutung Platz geben, dass auch die grosse Drüse der Samenröhre, die Samenblase, ein ähnliches doppeltes morphologisches Verhalten kund geben kann. Wenn auch Rauther sich dahin ausspricht, dass Pakete gewundener oder verästelter Schläuche nicht mit den Samenblasen homologisiert werden sollen, so sind hiergegen die schönen Studien Pallins über die menschliche Samen„blase" anzuführen. Die Samenblase des Menschen ist keine Blase. Im Gegenteil: sie stellt ein von schlauchartigen Verästelungen gebildetes System dar. Andererseits kommen Samenblasen bei Säugern in Form von sackartigen Bildungen mit wandständigen Drüsen vor. Ich schliesse dies aus den Beschreibungen mancher Morphologen. Ich glaube also, dass sich auch bei der grossen Drüse der Samenröhre obige, auf zwei Entwickelungstypen basierte Einteilung durchführen lässt, dass also die Samenblasen einmal in der Form von sackartigen (?) Bildungen, mit wandständigen Drüsen, ein anderes Mal als ein tubulöses Drüsensystem vorkommen. Es wäre dies noch durch planmässige vergleichende Untersuchungen zu bestätigen. — Die Drüsen der Samenröhre wurden im obigen alle auf eine einheitliche Stammform zurückzuführen versucht. Die Ampullendrüsen stellen eine stärker ausgebildete Gruppe derselben dar. Als eine besonders stark entwickelte Ampullendrüse ist die „Samenblase" zu betrachten. Die tubulöse Entwickelungsform müssen wir für die ursprüngliche halten; während die alveoläre (?) einem nicht entwickelten (zurückgebildeten) Stadium entspricht. Erstere Form finden wir bei den gegenwärtig lebenden Säugetieren nur vereinzelt wieder, und hängt die Entwickelung derselben wahrscheinlich mit spezifizierten physiologischen Einrichtungen zusammen.

II. Allgemeine Einteilung der accessorischen Geschlechtsdrüsen.

Die Gruppierung der accessorischen Geschlechtsdrüsen, welche im speziellen Teile besprochen wurde, wird erst verständlich durch Betrachtung der einzelnen Teile des Mutterbodens, welchem diese Drüsen entstammen. Ich vermute, dass jede der unterschiedenen Gruppen je einem Bauelement dieses Mutterbodens entspricht und also wahrscheinlich ihren Charakter aus einer Zeit mitbekommen hat, wo diese Bauelemente noch nicht verbunden waren und wo deshalb jedes eine selbständige Entfaltung seiner Adnexe naturgemäss einleitete. Als dann durch Verschmelzung jener Elemente zu einem einheitlichen Organ auch die Adnexe, verschiedene Gruppen der accessorischen Genitaldrüsen, in nächste Nachbarschaft zueinander gerieten, verwischten sich die Grenzen bis auf die Überbleibsel im Charakter der einzelnen Gruppen, an welchen wir oben ihre Zusammengehörigkeit feststellen konnten oder vermutungsweise aussprachen. Um aber die Bauelemente, welchen die Drüsengruppen ihre Herkunft verdanken, zu präzisieren, bedarf es eines Überblickes über die Resultate vergleichend-anatomischer und ontogenetischer Untersuchungen auf diesem Gebiet. Ich stütze mich dabei auf die vorliegende Litteratur, ohne aber auf die Quellen näher einzugehen, ausser bei solchen Arbeiten, welche noch nicht allgemein bekannt und in die Lehrbücher übergegangen sind.

a) Vergleichend-anatomischer Überblick.

Es ist bekannt, dass bei Selachiern, einigen Ganoiden und Amphibien die Funktion der Urnierengänge ausser in der Ableitung des Harns auch in derjenigen des Samens besteht und zwar dient der kraniale Teil des Urnierenganges ausschliesslich als Samenröhre, weil er in Verbindung mit der Keimdrüse ge-

treten ist, der kaudale als Samenharnröhre, da sich die Harnkanäle des hinteren Urnierenabschnittes erst in diesen ergiessen. In diesem Verhalten befinden sich quantitative Unterschiede, welche in der Rangfolge der Arten immer mehr den Samenweg begünstigen. Bei den Amnioten verliert der grösste Teil des Urnierenganges seine Beziehungen zum Harnsystem und wird als Ausführungsgang ausschliesslich der Geschlechtsdrüse zugewiesen, mit Ausnahme seiner distalen Partie, welche bei Entwickelung der bleibenden Niere mit dieser durch den Metanephrosgang (Ureter) in enge Beziehungen tritt. Dieses merkwürdige Verhalten, welches noch bei den höchsten Amnioten seine ontogenetische Spuren zurückgelassen hat, gedeiht bei denselben zu einer vollständigen Trennung der Anfänge der Samen- und Harnwege. Der ursprüngliche Harnweg übernimmt die Ableitung des Samens, während der Harn durch neue Bahnen geleitet wird[1]).

Bei Reptilien und Vögeln münden die nun getrennten Harn- und Samenwege in die Kloake. Die nahen phylogenetischen Beziehungen bekunden sich durch einen engen topographischen Zusammenhang. Die bisher ziemlich übersichtlichen Verhältnisse fangen jedoch an sich bei dieser Stufe durch das Hinzutreten neuerworbener Teile zu komplizieren; bei den Placentaliern schliesslich wird die bekannte Kombination der beiden Organsysteme erreicht. Dadurch, dass das Kopulationsorgan zu der Ableitung des Samens in innige Beziehungen tritt, wird der Samenweg beträchtlich verlängert und mündet nun eigentlich ausserhalb der Kloake, während die Harnwege die Ausscheidungen der Niere noch immer in die Kloake abführen. Nach

1) Die Harnröhre durchbohrt bei den weiblichen Nagern, manchen Prosimiern u. s. w. die Klitoris. In diesem Falle haben wir es mit der weitgehendsten Separation der Harn- und Geschlechtswege zu thun, mit einer höheren Stufe der Differenzierung, wie sie bei dem Menschen vorkommt. Infolgedessen könnten wir die Harnröhre des menschlichen Weibes als eine hypospadische auffassen.

den letzten Ausführungen Keibels müssen wir annehmen, dass die Harnblase bei den Monotremen schon in ihre physiologischen Rechte eingesetzt ist. Die sogenannte Harnblase der niederen Vertebraten ist nämlich — abgesehen von ihrer unbestimmten physiologischen Rolle — mit derjenigen der Säuger nicht homolog. Sie entspricht bei den niederen Formen (Amphibien) noch der ganzen Allantois. Je höher wir nun in der Wirbeltierreihe aufsteigen, desto manifester wird die Bestrebung die Allantois aus der Blasenbildung auszuschalten und es ist zweifellos, dass dort, wo wir die Blase als der der placentalen Säuger auch physiologisch analog betrachten könnten, diese Ausschaltung schon eine fast vollkommene ist. In diesem Sinne ist die Blase mit demjenigen kranialen Teile der Harnwege, welcher sich bei den Placentaliern bis zur Vereinigung mit den Geschlechtswegen erstreckt, im wesentlichen als eine Neuerwerbung zu betrachten, und zwar als ein Abkömmling der entodermalen Kloake. Wie wir aus den obigen Ausführungen ersehen, trifft man bei den Monotremen schon eine höhere Differenzierung an, aber die Verbindung beider Organsysteme zu dem definitiven Bilde, wie es uns die placentalen Säuger zeigen, ist bei ihnen noch nicht abgeschlossen. Auch münden bei ihnen die Ureteren noch nicht in die Blase selbst und leiten nur mittelst eines besonderen muskulösen Mechanismus den Harn in dieselbe ab. Die Blase entleert sich durch die Kloake. Hingegen existiert bei diesen Tieren eine Samenröhre, welche die Geschlechtsprodukte — und nur diese — auf die Körperoberfläche führt.

Bei den Placentaliern hat sich der neuerworbene Harnweg an den verlängerten Geschlechtsweg eng angeschlossen. Von dem Zusammentreffen der beiden an werden Geschlechtsprodukte und Harn denselben Weg geleitet — aber einen Weg, der eigentlich ursprünglich grösstenteils der ausschliessliche Besitz der ersteren war.

Indem ich den Weg der Geschlechtsprodukte von der Ge-

schlechtsdrüse bis zu seiner Ausmündung in die Kloake hier einheitlich als Samenröhre betrachte, würde ich es für deutlicher halten, den gemeinsamen Trakt der Wege beider Organprodukte als Samen-Harnröhre, Canalis genito-urinalis, anstatt Canalis urogenitalis (Boas) zu nennen, weil das Primäre die Samenleitung, nicht die Urinabfuhr ist, wie Echidna gelehrt hat.

b) Ontogenetischer Überblick.

Nachdem wir vergleichend-anatomisch die Entstehung der Samen-Harnröhre überblickt haben, können wir versuchen, die ontogenetische Stellung der einzelnen Teile derselben zu präzisieren. Und zwar werden wir uns hier auf die Säugetiere beschränken müssen, da die Lückenhaftigkeit der Beobachtungen an niederen Tieren für meine Zwecke zu gross ist. Es erscheint dagegen wünschenswert, eine kurze Zusammenfassung der Verhältnisse bei Säugetieren hier zu versuchen, da die in der letzten Zeit erschienenen grossen anatomischen Arbeiten über das Urogenitalsystem noch auf der Basis der Bornschen Zusammenstellung vom Jahre 1893 stehen und die neueren grundlegenden Arbeiten Keibels, durch welchen einige Hypothesen zwar bestätigt worden, andere aber viel an Wahrscheinlichkeit verloren haben, nicht genügend berücksichtigt haben. Durch die vor kurzem mitgeteilte Arbeit Keibels, welche die Entwickelung des Urogenitalsystems der Echidna behandelt, sind wir nun im stande, die uns hier interessierenden ontogenetischen Details abgeschlossener betrachten und ein abgerundetes Bild der Entwickelung der Samenröhre entwerfen zu können. Von besonderem Interesse ist dabei die Teilnahme der verschiedenen Keimblätter an der Bildung unseres Kanals. Können die Grenzen der Gebiete derselben festgestellt werden, dann haben wir eine Gliederung vor uns, welche analog der Selbständigkeit der Keimblätter Rückschlüsse auf die Trennung der Bauelemente unseres Gebietes nahelegen muss.

Die entodermale Kloake der Säugetierembryonen hat kranioventral und kraniodorsal zwei Fortsetzungen, den Allantoisgang und den Darm. In ihre Seitenwände ergiessen sich ventral die Urnierengänge. Der vertikale und sagittale Durchmesser dieser Kloake ist im Vergleich zu seinem transversalen Durchmesser recht beträchtlich. Letzterer ist besonders in seinem ventralsten Teile stark reduziert. Hier, in der Medianlinie, wird die Wandung der geschlossenen Kloake durch die sogenannte Kloakenmembran gebildet. Im Bereich derselben legen sich die entodermale Wand der Kloake und der ektodermale Überzug der Körperoberfläche unmittelbar aneinander. Diese Kloakenmembran, welche bekanntlich aus dem hinteren Ende des Primitivstreifens entstanden ist, besteht ursprünglich aus je einer entodermalen und ektodermalen Zellschicht und musste anfänglich die ganze Länge der Kloake eingenommen haben. Aber schon bald nimmt die Länge der Membran ab, dafür gleichzeitig die Dicke derselben im sagittalen Durchmesser zu, und zwar geschieht diese Zunahme anfänglich ausschliesslich zu gunsten des entodermalen Anteiles derselben. Aus der Membran ist eine sagittal gestellte Platte geworden, welche den Ausgang der Kloake verschliesst. Über die Einzelheiten der Entwickelung dieser Platte hat uns in der allerletzten Zeit Disse einen wertvollen Beitrag geliefert. Durch die Untersuchung einer grösseren Anzahl anscheinend der gleichen Entwickelungsstufe angehörenden Insektivorenembryonen konnte er feststellen, dass die Platte durch das Verwachsen des ventralsten Teiles der beiden lateralen Kloakenwände entsteht.

Mit der Entwickelung dieser Platte hängt die Bildung des Kloakenhöckers unzertrennlich zusammen. Wenn wir denselben mit Disse als eine der Kloake entsprechende äussere Vorwölbung des kaudalen Körperendes betrachten wollten, wäre seine Behauptung, dass der Höcker sich in seiner ersten Entwickelung unpaar präsentiert, vollkommen gerechtfertigt. Er lässt aber

unberücksichtigt, dass wir bei der Bildung des Kloakenhöckers dem Mesoderm die weitaus umfangreichste, gerade Richtung gebende Rolle zusprechen müssen. Das Mesoderm wächst von den beiden Seiten her nach der Mittellinie vor und bedingt dadurch nicht nur eine kaudalwärts fortschreitende Verschiebung des entodermalen und ektodermalen Blattes der Kloakenmembran und dadurch eine progressive relative Verkürzung derselben, sondern durch sein schnelles Wachstum nach dem Zusammentreffen der beiden Platten in der Mittellinie weitaus den stärkeren Faktor in der oben besprochenen Vorwölbung des Kloakenhöckers. Auch nach den allerletzten Untersuchungen Keibels bei Echidnaembryonen erscheint es begründet, die erste Erscheinung des Kloakenhöckers als eine paarige zu betrachten.

Nicht unerwähnt lassen möchte ich eine mittlerweile eingetretene Drehung des kaudalen Körperendes des Embryo. Die Drehung geschieht um eine frontale Achse nach vorn und unten, so, dass nun die Kloakenplatte an dem distalen Körperende des Embryo nach unten schaut.

Mittlerweile sind im inneren Bau der Kloake ebenfalls Veränderungen vorgekommen: sie wurde vollkommen aufgeteilt. Dorsal bildet sie die Fortsetzung des Darmes, ventral münden Harn- und Samenwege in sie ein. Die ontogenetische Sonderung der Harn- und Samenwege will ich erst später näher besprechen.

Rekapitulieren wir kurz: wir haben eine in dorsale und ventrale Partien abgetrennte geschlossene Kloake vor uns. Dieselbe wird nach unten durch eine entodermale dicke Platte geschlossen. Von aussen betrachtet wölbt sich der derselben entsprechende Teil des Embryo als Kloakenhöcker vor. Die Hineinwölbung der Kloake in diesen Höcker ist durch das schnelle Wachstum der mesodermalen Massen eine relativ kleinere geworden: das heisst der äussere Kontur des Höckers wölbt sich

viel stärker vor, als die Kloake denselben von innen aushöhlt. Nun wird die Vorwölbung des Höckers, welche durch die oben beschriebene Wendung vor die Kloakenplatte zu liegen kommt, eine immer stärkere; es entwickelt sich der Genitalhöcker darauf, welcher mit der entodermalen Kloake keine Beziehungen mehr hat. Die abgeteilte Kloake öffnet sich nach aussen. Zuerst hat der Geschlechts-Harnweg eine freie Kommunikation mit der Aussenwelt, und erst etwas später der von nun an unberücksichtigt gelassene Darm. Durch die Aufteilung und daraus resultierende Bildung des primitiven Dammes einerseits, durch den Doppeldurchbruch andererseits wird das Material der Kloakenplatte fast ganz aufgebraucht. Die Samenröhre bildet sich völlig im Bereiche des Geschlechtshöckers aus dem Ektoderm aus. Es wurde dies bisher nur an Echidna (von Keibel) festgestellt. Ich halte dies für grundlegend für die Bildung der Samenröhre überhaupt. Von Wichtigkeit für diese Frage scheint mir zu sein, dass nach den Befunden von Schülern Fleischmanns bei den Eidechsen, Schlangen und Schildkröten die Samenrinne — die Vorgängerin der Samenröhre, auf welche die Ontogenie der letzteren noch deutlich zurückweist — aus einer von der Kloakenplatte vollkommen selbständigen ektodermalen Anlage entsteht.

Die Verbindung der Urogenitalplatte und Kloakenplatte resp. der aus derselben entstandenen Röhrenstücke ist eine sekundäre, durch eine Vervollkommnung der Vorrichtung entstandene, welche in der Ontogenie der höheren Säuger meines Erachtens verdeckt ist und deshalb den Anschein einer gemeinsamen entodermalen Anlage erweckt.

Bei der Betrachtung des Entwickelungsganges der höheren Säuger sind diese Vorgänge nicht mehr zu sondern, nur der durch Keibel geschilderte Entwickelungsgang der Echidna giebt uns den Schlüssel. Die Grenzen bei dieser Vertreterin der Monotremen sind nicht mehr scharf, doch lassen sie noch ohne

weiteres die geschilderte Entwickelungsart erkennen. Wir fassen also ontogenetisch diesen kaudalsten Teil der Samenröhre (in meinem Sinne) als eine Bildung des Ektoderms auf. Die kraniale Grenze desselben ist durch Keibel mit der Einmündung der Cowperschen Drüsen, welche gleichfalls ektodermatisch sind, gegeben.

Zu der Frage, welchem Keimblatte die Urnierengänge ihrer Herkunft nach angehören, möchte ich keine Stellung nehmen, da mir eigene Erfahrungen nicht zu Gebote stehen. Ich lasse es also dahin gestellt, ob sie ektodermaler oder mesodermaler Natur sind. Ich hatte zuletzt das Entwickelungsstadium besprochen, in welchem sie in die laterale Wand der entodermalen Kloake münden. Mit der Aufteilung der Kloake parallel rücken sie auf die hintere Wand des ventralen Kloakenabschnittes vor.

Mittlerweile kann man aber das erste Auftreten der Metanephrosgänge auf ihnen beobachten. Dieselben treten als je eine dorsomedial unweit ihres kaudalen Endes liegende Knospe auf Von diesem ontogenetischen Stadium lassen sich die topographischen Beziehungen der Samenröhren und Ureteren sowohl bei Monotremen wie bei Marsupialiern und Placentaliern ableiten. Aus der Beobachtung des weiteren Schicksals dieses Stückes der gemeinsamen Samen-Harnröhre resultiert ein wichtiger Punkt für unsere Folgerungen. Wie kommt es zu stande, dass die Mündung der Ureteren von der Mündung der Samenröhre separiert wird? Die Mehrzahl der Forscher nimmt nach Mihálkovics an, dass das gemeinsame Endstück verschwindet, indem es in die Bildung des Sinus urogenitalis miteinbezogen wird. Man schreibt ihm besonders bei der Bildung des Trigonum eine grosse Rolle zu. Ich habe oben die Tendenz einer fortschreitenden Abspaltung der Harnwege vergleichend-anatomisch abzuleiten versucht, und möchte infolgedessen diesem Vorgang die wichtigste Rolle beim Verschwinden des gemeinsamen Mündungsstückes einräumen. Die Ureteren trennen sich

auf diese Weise schliesslich ganz von den Wolffschen Gängen. Auf einige Einzelheiten der bei diesem Vorgang vorkommenden Ereignisse bin ich früher ausführlicher eingegangen (S. 170—171).

Wir hatten gesehen, wie der kaudalste ektodermale und der kranialste ekto- oder mesodermale Teil sich selbständig voneinander entwickelt haben und fragen nun, wie sich die Kontinuität des Rohres herstellt.

Aus dem bisher Ausgeführten lässt sich folgern, dass das Mittelstück des Rohres vom Entoderm der Kloake und der Kloakenplatte gebildet wird, welches sich dem kranialen Rohre primär anschliesst, und zu welchem der kaudale Teil wie oben ausgeführt, sekundäre Beziehungen gewinnt. Eine mächtige Reduktion der Länge dieses Mittelstückes, welche aus dem Vergleiche zwischen Monotremen und höheren Säugern (dem Menschen) hervorgeht, deutet auf seinen Charakter als Schaltstück und auf das Bestreben, dasselbe womöglich abzukürzen, ja vielleicht ganz zu ersetzen, zur Genüge hin. Durch dieses Bestreben würden sich gewisse Verschiebungen erklären, welche an den Grenzen auf Kosten dieses Mittelstückes vorkommen (vgl. S. 165 u. 166). Das entodermale Schaltstück des Menschen bleibt auch bei der Bildung des langen männlichen (sekundären) Dammes und bei dem relativ stärkeren Wachstum der ektodermalen Samenröhre in der weiteren Entwickelung zurück. Auf demselben Boden wie dieses Verbindungsstück entwickelt sich die neuerworbene Harnröhre und Blase der Säuger.

Der Canalis genito-urinalis der Säuger liesse sich also vergleichend-anatomisch und ontogenetisch in drei Teile sondern und zwar in:

I. einen ektodermalen oder mesodermalen Anteil, welcher sich an die Geschlechtsdrüse anschliesst, Samenröhre,

II. ein entodermales Verbindungsstück, welches in zwei Teile zerfällt: das kraniale ist bloss Harnweg, das kaudale ge-

meinsamer Samen- und Harnweg; entodermales Kloakenstück,

III. ein ektodermales Mündungsstück (sekundäre Samenröhre).

Die Grenze zwischen den beiden letzteren ist in der Einmündung der Cowperschen Drüse gegeben. Die Harnröhre der menschlichen Anatomie besteht danach: aus einem von der Blase bis zur Einmündung der Cowperschen Drüse reichenden entodermalen und einem von hier bis zur Penisspitze reichenden ektodermalen Anteil, doch haben in der Gegend des Colliculus seminalis die ontogenetisch fremden Wolffschen Gänge schon sicher einen Teil des entodermalen Gebietes erobert.

Eine Bestätigung der Grundlagen dieser Einteilung bleibt noch abzuwarten. Denn manche der oben besprochenen Tatsachen, von denen ich ausgehe, steht vorläufig noch vereinzelt da, weil andere Säugerfamilien und niedere Vertebraten noch nicht oder nicht ausreichend untersucht worden sind. So musste ich vielfach zur Hypothese greifen, wo später thatsächliche Erfahrungen entscheiden werden. Deshalb ist meine Einteilung nur ein Versuch, die bestehenden Drüsengruppen genetisch abzuleiten.

c) Einteilung der Drüsen.

Von den Bauelementen der Samenröhre ausgehend möchte ich die Drüsengruppen derselben folgendermassen einteilen. Ich unterscheide

I. solche, welche vom ektodermalen Mündungsstück abstammen. (Cowpersche Drüsen, alle kleinere Drüsen, bis zur Einmündung der ersteren, falsch als Littresche oder auch Urethraldrüsen bezeichnet),

II. solche, welche von dem entodermalen Kloakenstück abstammen (kleine Drüsen des betreffenden Samenharnröhrenabschnittes von sehr verschiedenem Entwickelungsgrad, Prostata),

III. solche, welche von der ektodermalen oder mesodermalen Samenröhre abstammen (Ampullendrüsen-Samenblasen).

Diese Einteilung ist im speziellen Teil dieses Abschnittes bereits durchgeführt worden. Wir sahen dort, dass in jeder dieser 3 Drüsengruppen eine Drüse resp. Drüsenmasse den kleineren gegenüber zu gewaltigem Übergewicht gelangt ist, aber ihrem morphologischen Charakter nach doch deutlich als Glied der betreffenden Gruppe erkennbar bleibt.

Die Autoren, welche sich mit der Gruppierung der hier behandelten Drüsen beschäftigt haben, gingen in folgender Weise vor. Oudemans bezeichnet alle accessorischen Geschlechtsdrüsen als Abkömmlinge der Urethraldrüsen. Als solche sind Drüsen zu verstehen, welche sich nicht über dem „Musculus urethralis“ verbreiten. Nach dieser Einteilung wären also alle Drüsen der Samenharnröhre aus einer gemeinsamen Ausgangsform hervorgegangen. Auch die Glandulae vesiculares Oudemans, die Samenblasen, wären von diesen abzuleiten. Sie stammten von diesen „indifferenten Drüsen des Urogenitalkanals“, und das Vas deferens hat sich bei gewissen Säugetieren mehr oder weniger auf den Ausführungsgang der Blase verschoben. (citiert nach Rauther). Rauther schliesst sich Oudemans nur in Betreff der Samenblasen nicht an. Als solche betrachtet er nur Drüsen, welche von dem Samenleiter ausgehen und mit demselben, einen gemeinsamen Ductus ejaculatorius bildend, ausmünden. Ich habe die Unhaltbarkeit einer solchen Auffassung schon oben klargelegt. Seine Einteilung habe ich in der Einleitung wörtlich wiedergegeben. Die Mängel derselben ergeben sich aus den aufgezählten ontogenetischen und morphologischen Thatsachen. Disselhorst hält sich von einer allgemeinen Auffassung vorsichtig zurück.

III. Anhang. Die Entwickelungsgeschichte des kavernösen Apparates des menschlichen männlichen Kopulationsorgans.

Wie ich in der Einleitung erwähnte, hatte ich vor, eine Mitteilung über die Entwickelungs- und Stammesgeschichte des männlichen Kopulationsorgans als dritten Teil dieser Arbeit auszuarbeiten. Da ich diesen Abschnitt noch nicht abschliessen konnte, gebe ich hier als Anhang einige meiner Untersuchungsresultate wieder, welchen Andeutungen zu einer verallgemeinernden Auffassung hinzugefügt sind.

Über die Entwickelung des kavernösen Gewebes des menschlichen Kopulationsorgans besitzen wir in der deutschen anatomischen Litteratur nur sehr spärliche Angaben. Die Arbeit Eichbaums (Untersuchungen über die Entwickelung der Schwellkörper und der Harnröhre — Deutsche Zeitschrift für Tiermedizin und vergleichende Pathologie, Bd. XIII) war mir nur durch Retterer zugänglich, welcher darüber ausführlich referierend Eichbaums Untersuchungsresultate als mit den seinigen vollkommen kongruent bezeichnet. Nebst Retterer arbeitete auch noch Tourneux über dieses Kapitel der Entwickelung des Menschen, und namentlich der erstere Autor trachtete auch durch vergleichende Untersuchungen den morphologischen Wert der einzelnen Teile des Kopulationsorgans zu bestimmen.

Mein Untersuchungsmaterial erlaubte mir nicht das Entstehen der ersten Anlagen der kavernösen Körper studieren zu können. — Ich muss deshalb mit dem Befunde Herzogs bei einem Embryo von 20 mm Rumpflänge beginnen. „Die Entwickelung der Schwellkörper“ berichtet er „beginnt damit, dass sich an den betreffenden Stellen dichtere Zellansamm-

lungen bilden. Am frühesten ist das Corpus cavernosum penis und glandis zu erkennen; das Gewebe des ersteren ist dichter. Bei dem Embryo von 20 mm Rumpflänge ist die Grenze zwischen beiden noch verschwommen; sie entstehen also aus gemeinsamer Anlage und die Untersuchung der Entwickelungsvorgänge beweist somit vollkommen die Zugehörigkeit der Glans zu den Corpora cavernosa penis, und nicht urethrae, und damit ihre vollkommene Homologie mit der Glans clitoridis. Erst bei dem Embryo von 45 mm Rumpflänge ist die Grenze zwischen Glans und Corpora cavernosa penis zu erkennen" (S. 731). Wie korrekt die Beobachtung Herzogs ist, ebenso ungerechtfertigt sind seine Schlüsse, denn bei dem 20 mm langen Embryo war noch gar kein Corpus cavernosum glandis entwickelt und das, was wir unter einem solchen verstehen können, wurde erst in den Zwischenstadien der zwei untersuchten Embryonen angelegt und zwar, wie wir sehen werden, selbständig von dem Corpus cavernosum penis. Tourneux berichtet in seinen „Conclusions": „Le gland et les corps caverneux sont primitivement représentés par un tissu dense de petites cellules serrées les unes contre les autres et réunies par un peu de matière amorphe. Le corps spongieux de l'urèthre n'est procédée à aucun stade du développement (troisième, quatrième et cinquième mois lunaire) par un tissu analogue; on ne saurait donc considerer le gland au point de vue embryologique comme un simple renflement de cet organe (S. 260)." Tourneux sagt nicht, dass Glans und Corpus cavernosum penis einheitlich angelegt wären, nur dass die Anlagen der beiden von gleicher morphologischer Beschaffenheit sind. Retterer sagt: „L'inspection de nos figures montre que le tubercul génital présente: 1e dans sa partie axiale, une masse centrale de tissu dense, non vasculaire et 2e une traînée semblable moin serrée sur le pourtour de la gouttière uréthrale. Dans ces deux régions, le tissu en question est constitué essentiellement de cellules mesodermiques serrées les unes contre les

autres et sans trace de vaisseaux. Comme sur les autres mammifères le cordon central figure l'ébauche du corps caverneux, tandis que la masse environnant la gouttière uréthrale, puis le canal même de l'urèthre représentent le corps spongieux embryonnaire“ (S. 249). „Le corps spongieux est une dépendance du tissu péri-caverneux“ (S. 267). „Le gland est . . . le segment terminal du pénis; toutes les parties de la verge prennent part à sa composition. Le bout des corps caverneux et spongieux en occupe l'axe et y est entouré d'un manchon qui leur est uni si intimement qu'il fait corps avec eux. Ce manchon forme une coque péripherique, qui est l'analogue des enveloppes fibreuses et cutanées du reste du pénis mais qui en diffère en ce qu'elle est composée d'une lâme continue fibro-élastique. Elle représente une masse indivise où vont se terminer les artères et les nerfs dorsaux du pénis“ (S. 268). „En un mot le gland, c'est à dire l'extrémité terminale et libre du pénis est formé par la fusion intime de trois parties érectiles: le corps spongieux, le corps caverneux et la peau“ (S. 269).

Wenn wir die Ergebnisse dieser drei Forscher vergleichen und die des einen mit denen des anderen ergänzen, können wir die erste Entwickelung der in Frage kommenden Organteile uns so vorstellen, dass in dem von lockerem mesodermalen Gewebe gebildeten Genitalhöcker, und zwar in dessen Centrum das Corpus cavernosum penis entsteht. Die Differenzierung desselben geschieht durch Verdichtung der indifferenten Zellen des Genitalhöckers. Um das Corpus cavernosum penis herum ist noch die indifferente Gewebsmasse vorhanden. Die Verdichtung dieser geht erst später vor sich; so entstehen Anlagen, welche dem Corpus cavernosum urethrae und der Glans entsprechen. Nach den Ausführungen Retterers drängt sich auch die Frage auf, was wir unter Corpus cavernosum glandis verstehen dürfen und ob dasselbe überhaupt existiert?

Bei dem 45 mm langen Embryo, welchen ich untersuchte,

wird der kavernöse Apparat hauptsächlich durch das zukünftige Corpus cavernosum penis vertreten Dasselbe stellt sich als ein die Achse des Genitalhöckers einnehmender Strang dar. Die peripheren Teile desselben erscheinen dichter als die centralen. Kaudal endet es scharf different, kranial teilt es sich; es sind die zwei divergierenden Äste bis an die knorpeligen Anlagen des Ischiopubicum zu verfolgen, wo sie ohne wahrnehmbare Grenze ins Perichondrium desselben übergehen. Man findet in dieser Anlage noch keine Spuren der Vaskularisation. Das ganze Corpus ist aus einem verdichteten mesodermalen Gewebe aufgebaut, welches keine speziell charakteristischen Merkmale besitzt. Es wäre dem mikroskopischen Bilde nach nicht zu sagen, ob aus dieser Anlage Knorpel, oder Knochen, oder ein Bindegewebsstrang entsteht. Kaudal reiht sich hieran eine etwas anders gestaltete Partie an. Vor dem scharf begrenzten kaudalen Ende des Corpus cavernosum penis erstreckt sich nämlich, dieses im Sagittalschnitt umgreifend und sich bis an die Epidermis erstreckend, eine etwas differente Partie mesodermalen Gewebes, deren Grenzen kranialwärts nicht sehr scharf gezogen sind. Die Verdichtung ist eine geringere wie die am Corpus cavernosum beobachtete und ist von schmalen, unregelmässig verlaufenden lichten Streifen unterbrochen. Auch mit starken Vergrösserungen untersucht lassen diese Streifen keine Zeichen etwa einer beginnenden Vaskularisation erkennen. Es ist dies die Anlage der Glans penis. Das Corpus cavernosum urethrae ist durch eine kaum bemerkbare Verdichtung von ganz geringer Ausdehnung schwach angedeutet. Bei dem Embryo von 60 mm Länge sind die am Ischiopubicum entspringenden Äste des Corpus cavernosum morphologisch zwar von derselben Beschaffenheit, aber von dem Perichondrium desselben scheinbar durch einen lichten Streifen getrennt. Die peripherste Schicht des Corpus cavernosum ist durch ihre stärkere Verdichtung gut abgrenzbar, es scheint, als ob die länglichen Kerne dieser Zellschicht regel-

mässig in der Sagittalebene angeordnet wären. Die ersten Anlagen des Musculus ischio- und bulbocavernosus sind auf dieser Entwickelungsstufe schon leicht zu unterscheiden, ebenso die Anlage der ganzen übrigen Muskulatur des Beckenbodens. Ein Fortschritt in der Entwickelung des Corpus cavernosum urethrae ist nicht bemerkbar. Was die innere Gestaltung der Glansanlage anbelangt, kann man auch von keinem rechten Fortschritt sprechen, aber wohl von einer solchen, wenn wir die äussere Gestaltung des kaudalen Endes des Genitalhöckers betrachten, welche durch hier nicht näher zu beachtende Vorgänge die Form der zukünftigen Glans penis deutlich erkennen lässt. Bei dem 65 mm langen Embryo (Frontalschnitte) zeigt sich die Glans bereits vaskularisiert. Zahlreiche Gefässlumina bemerkt man um den Querschnitt des Corpus cavernosum penis herum, welches sich in die Anlage der Glans gleichsam hineinbohrt. Einige kleine längsverlaufende Gefässe kann man auch schon innerhalb der Anlage des Corpus cavernosum penis entdecken. Weiter kranial wölbt sich dieselbe mit den der Samenröhre zugekrümmten Rändern noch immer völlig ungeteilt über dem Stroma des Corpus cavernosum urethrae vor. Letzteres ist in der Nachbarschaft der Samenröhre jetzt deutlich wahrnehmbar, peripherwärts aber noch nicht so dicht strukturiert. Auch ist es durch längsverlaufende Gefässstämme unterbrochen. Weiter kranialwärts teilt sich das Corpus cavernosum penis. Es ist keine Scheidewand darin zu entdecken, nur kurz vor der Teilung sehe ich von unten her ein septumartiges, bindegewebiges Gebilde sich in seine Mitte hineindrängen, welche den Schwellkörper aufteilt, indem es von kaudal nach kranial immer höher wird. Um die zwei Äste herum sieht man eine ziemlich distinkte cirkuläre Zellschicht liegen. Auf der Textfigur Nr. 8 sieht man deutlich die Beziehungen derselben zum Ischiopubicum. Auch kann man auf diesem die Anlage des Bulbus erkennen, welcher in seiner Mitte durch ein ziemlich breites Septum, in welchem die Cowper-

schen Drüsen liegen, in zwei seitliche Teile geteilt ist Unterhalb desselben liegt die Anlage des Musculus bulbocavernosus.

Die Querschnittserie, welche vom 68 mm langen Embryo stammt, zeigt ähnliche Verhältnisse. Es fiel mir besonders auf,

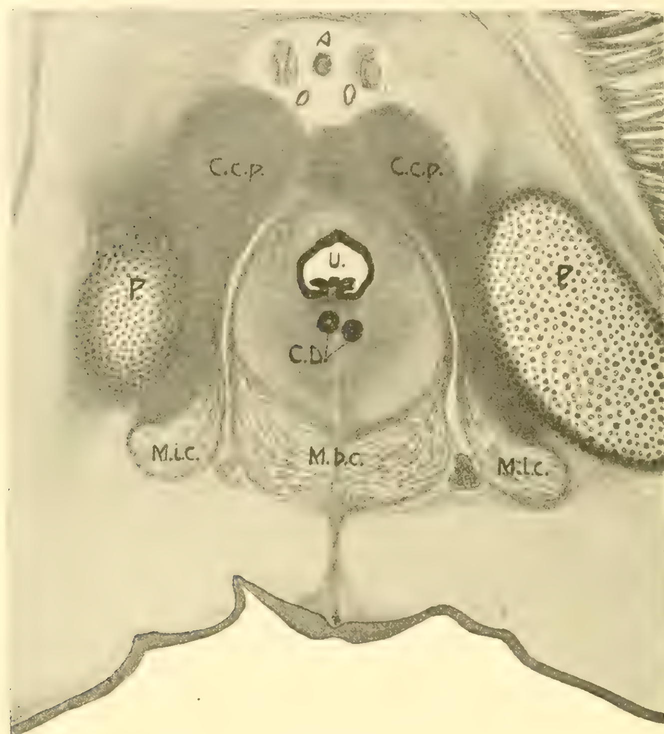


Fig. 8.
65 mm langer menschlicher Embryo, männlich. Beziehungen des Corpus cavernosum penis zum Os pubis. Buchstaben wie bei Fig. 1.

dass die Kapillarisation des Corpus cavernosum penis weit hinter der Glans und des Corpus cavernosum urethrae zurückbleibt resp. bedeutend später auftritt. Ebenso dass die rinnenförmige Gestaltung des Corpus cavernosum penis hier bis zu der Spitze des Schwellkörpers zu verfolgen ist. Das Corpus cavernosum urethrae, welches die Samenröhre anfangs konzentrisch umgab,

erfährt an seiner ventralen Hälfte eine stärkere Ausbildung, so dass die Samenröhre nunmehr excentrisch in demselben liegt. Diese stärkere Ausbildung kulminiert in dem gut ausgeprägten Bulbus. Bei diesem Embryo ist schon die Ansatzstelle der Crura corporis cavernosi durch seine gedrängtere Beschaffenheit vom Perichondrium ziemlich scharf abgesetzt. Die 70, 72 und 80 mm langen Embryonen lassen eine beginnende Kapillarisation des Corpus cavernosum penis beobachten, auch tritt eine tinktorielle Differenzierung seiner peripheren Teile auf; es ist aber die Natur der Zellen, welche diese Erscheinungen verursachen, noch nicht zu erkennen. Bei dem 105 mm langen Embryo ist der Vaskularisationsprozess fortgeschrittener. Der Verlauf der Gefässe in der Längsrichtung ist ausgeprägt und es fangen Äste an sich auszubilden, welche diese längsverlaufenden Gefässe miteinander verbinden. Glans und Corpus cavernosum urethrae sind auch hier noch bedeutend stärker vaskularisiert wie das Corpus cavernosum penis. In der Hülle des letzteren haben sich cirkuläre fibröse Stränge ausgebildet und sind leicht zu erkennen, es wird aber das Corpus cavernosum erst bei dem 120 mm langen Embryo durch diese Hülle scharf von dem Perichondrium des Ischiopubicum gesondert. Hier können wir von einem kavernösen Körper im wahren Sinne des Wortes sprechen. Die zwischen den Bluträumen liegenden bindegewebigen Trabekel bilden noch immer die Hauptmasse. In den den Gefässwänden anliegenden Partien sind spärliche glatte Muskelelemente zu entdecken. Die Peripherie ist noch nicht vaskularisiert, die Hülle ist distinkt mit cirkulär verlaufenden Bündeln besetzt. Die Gefässe der Glans sind zwar in einer grösseren Zahl vorhanden, aber sie sind bei weitem nicht so kavernenartig. Das Septum des Corpus cavernosum lässt nur mehr den kaudalsten Teil desselben vollkommen ungeteilt. Die grosse morphologische Verschiedenheit des Corpus cavernosum penis von dem der Urethra ist an

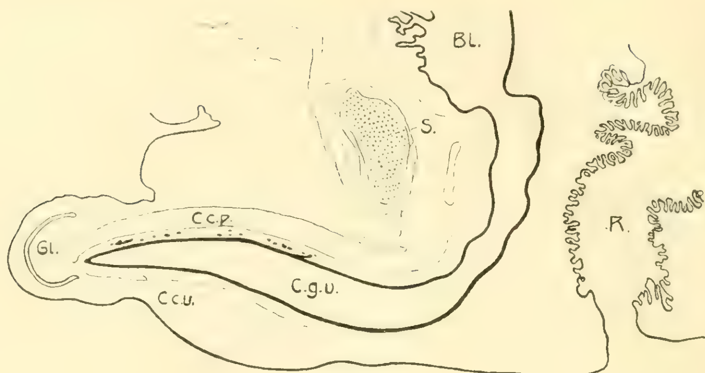


Fig. 9.

120 mm langer menschlicher Embryo, männlich (Vergröss. 6 : 1). Übersichtsbild. R. Rectum. Bl. Blase. C. g. u. Canalis genito-urinalis. Gl. Glans. S. Symphyse. C. c. p. Corpus cavernosum penis. C. c. u. Corpus cavernosum urethrae.

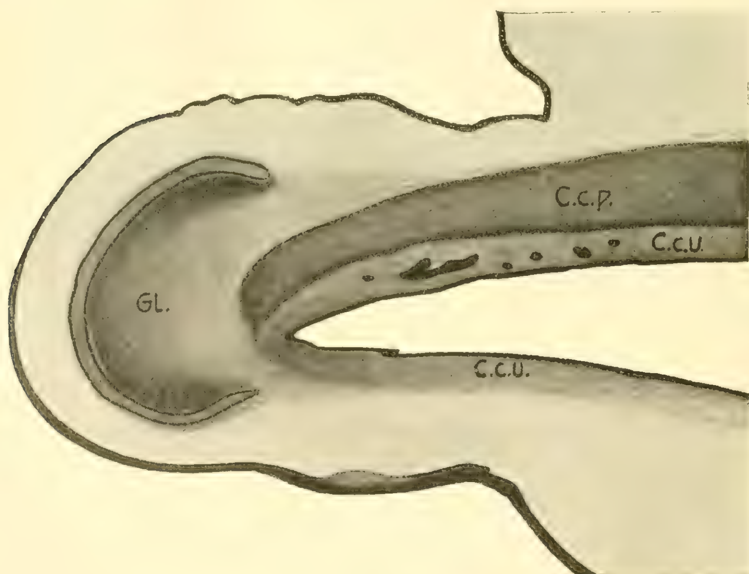


Fig. 10.

120 mm langer menschlicher Embryo, männlich (Vergrösserung 20 : 1). Darstellung der Topographie und Strukturverschiedenheiten (letztere in Tönen angedeutet) des Corpus cavernosum penis (C. c. p.), Corpus cavernosum urethrae (C. c. u.) und der Glans (Gl.).

der beigegebenen Abbildung eines Sagittalschnittes durch verschiedene Töne wiedergegeben (Textfig. Nr. 9 und 10). Das Corpus cavernosum urethrae ist eigentlich bloss stark vaskularisiert, hingegen das des Penis cavernös erscheint. Auch sieht man auf dieser Figur die Verschiedenheiten der Grundsubstanzen beider. — Bloss das Corpus cavernosum penis hat an den Schnitten eine sich auch tinktoriell dokumentierende spezielle Grundsubstanz, während die des Corpus cavernosum urethrae und glandis mit dem übrigen Stroma des „Genitalstranges" eine vollkommene Übereinstimmung zeigt. Weiter kranialwärts ist die Aufteilung des Penisschwellkörpers eine vollständige, die kavernösen Räume sind grösser. Die Vaskularisation der Glans scheint auf einer gewissen Entwickelungsstufe stehen zu bleiben und nimmt überhaupt keinen kavernösen Charakter an. Bei den 190, 200 und 280 mm langen Embryonen sehen wir in jeder Richtung bloss eine quantitative relative Veränderung der oben beobachteten Entwickelungsvorgänge.

Näher beschreiben will ich nur noch die Verhältnisse, wie sie sich bei dem 8 Monate alten Embryo präsentierten. Bei diesem finden wir die starke Hülle des Corpus cavernosum penis schon ausgebildet. Von den in Bündeln geordneten fibrösen Zügen verlaufen die äusseren longitudinal, die inneren cirkulär, man kann aber auch viele in schiefer Richtung verlaufende Faserbündel der äusseren Schicht wahrnehmen. Die peripherste Zone des kavernösen Körpers erscheint nicht vaskularisiert. Die enge Zusammengehörigkeit der zwei Hälften des kavernösen Körpers wird bei Betrachtung der Tafel 19, Fig. 1 klar, wo man nicht nur die Arterien (A), sondern auch die kavernösen Räume beider Hälften miteinander kommunizieren sieht. In der Mitte der bindegewebigen Scheidewand sind Bündel fibröser Stränge (P) zu sehen, welche durch den Schnitt quergetroffen wurden und der cirkulären Schicht (c) der Schwellkörperhülle entstammen. Die Längsschicht (l) setzt sich in die Scheidewand nicht

fort, sondern überzieht einheitlich das ganze Corpus cavernosum. Selbst in diesem Stadium ist dieses nicht ganz aufgeteilt. Die Spitze ist noch einheitlich, indem das von unten und hinten her sich hinaufdrängende Septum hier allmählich niedriger wird. Der Unterschied zwischen dem Aufbau der Glans und dem der übrigen kavernösen Teile ist sehr auffallend. Man kann die Glans, wie Textfigur Nr. 11 und die ihr entsprechenden Detailbilder auf Tafel 20 (2, 3, 4) zeigen, gar nicht kavernös nennen. Auch die kavernösen Räume des Penisschwellkörpers werden kaudal in ihrer Ausdehnung bedeutend reduziert. Es unterscheidet sich die Art der Vaskularisation des Corpus cavernosum penis im mikroskopischen Bilde von der des Corpus cavernosum urethrae auf dem ersten Blick.

Wenn wir die hier gegebene Beschreibung kurz rekapitulieren und ordnen, so teilen wir den ganzen Entwickelungsvorgang am besten in zwei hintereinander hergehende Prozesse ein, 1. die Verdichtung des Gewebes und 2. die darauf folgende Vaskularisation, Prozesse, welche sich jedoch für die einzelnen Schwellkörper keineswegs synchron abspielen. Zuerst entsteht das Corpus cavernosum penis als eine indifferente Zellanhäufung, dann entwickelt sich die Glans als eine geringere Verdichtung, und zuletzt als eine ebensolche, das Corpus cavernosum urethrae. Gleichzeitig mit dem distinkten Hervortreten derselben beginnt der Vaskularisationsprozess. Dieser ist in dem Corpus cavernosum penis anfangs am meisten zurückgeblieben. An der Glans hingegen erreicht er schnell den Ausbildungsgrad, auf welchem er dann stehen bleibt. Diesen Zustand wollen wir den Zustand der Kapillarisation nennen. Die längsverlaufenden Gefässe gehen hier am Ende des Genitalhöckers in die Venen über. Dieser Übergang ist nicht der gewohnte, sondern ist in Anbetracht einer gewissen funktionellen Anpassung etwas modifiziert. Es existiert kein Corpus cavernosum glandis. Dies bestätigen auch die histologischen Befunde an der Glans des Er-

wachsenen. „Das Gewebe der Eichel" sagt v. Ebner „hat mehr den Charakter eines venösen Wundernetzes — was schon Jarjavay betonte — als den des eigentlichen Schwellgewebes".

Die Vaskularisation ist im Corpus cavernosum urethrae obzwar später beginnend, eine relativ schnellere wie in dem des

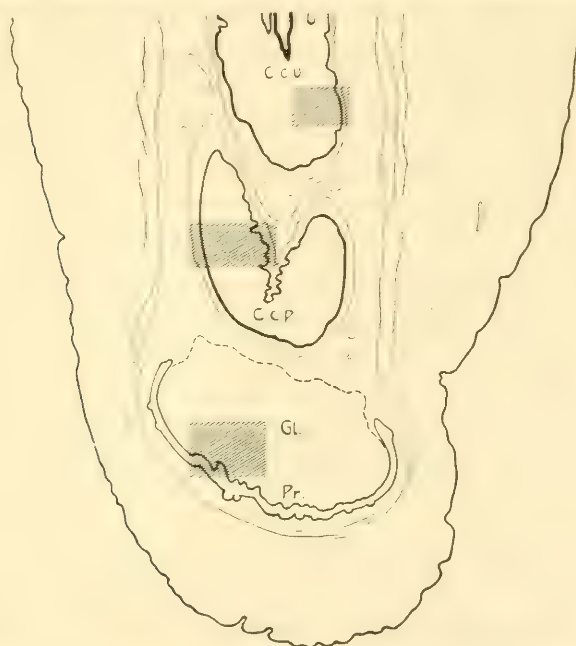


Fig. 11.

8 Monate alter menschlicher Embryo, Schnitt durch den Penis in schräg transversaler Richtung (Vergrösserung 9 : 1).

Übersichtsbild. Gl. Glans. C. c. p. Corpus cavernosum penis. C. c. u. Corpus cavernosum urethrae. U. Samenharnröhre. Die Stellen, welche wir auf Tafel 20, Figur 2, 3, 4 ausgeführt sehen, sind auf diesem Übersichtsbilde schraffiert.

Penis. Das schliessliche Endresultat bei den beiden ist auch verschieden. Im Corpus cavernosum penis liess sich verfolgen, wie längsverlaufende Gefässe zuerst Seitenäste abgeben, wie sie weiterhin miteinander vielfach in Verbindung treten, wie die Flächenausdehnung der Blutwege eine immer grössere wird und die fibrös-bindegewebigen Elemente in den Hintergrund gedrängt

werden. Im Corpus cavernosum urethrae spielt sich der Prozess ähnlich ab, aber auf einem anderen Boden; die Endresultate sind nicht gleich. Das Corpus cavernosum urethrae entbehrt einer Anzahl spezifischer Einrichtungen, welche dem Corpus cavernosum penis seine physiologische Aufgabe zu erfüllen garantieren. Somit ist die auf physiologischer Basis gestellte Einteilung Henles auch auf entwickelungsgeschichtlichem und histologischem Wege zu machen. Corpus cavernosum penis und urethrae sind weder ontogenetisch noch morphologisch gleichwertig. Vergleiche besonders Tafel 20, Fig. 2, 3, 4, in welchen die Verschiedenheiten der Tinktion durch verschiedene Töne wiedergegeben sind. Aufmerksamkeit verdient noch die Art und Weise der Zweiteilung der ursprünglich einheitlichen Anlage des Corpus cavernosum penis. Diese vollzieht sich progressiv von hinten nach vorn und von ventral nach dorsal, und ist am Schlusse des embryonalen Lebens noch nicht ganz beendet. Die Aufteilung ist sozusagen partiell intrakapsulär, denn nur die inneren cirkulären Bündel der Kapsel nehmen Anteil daran.

Kurz gesagt, ich betrachte die 3 Schwellkörper des Penis als ontogenetisch nicht gleichwertige selbständige Gebilde, denen nur ihr Mutterboden, das Mesoderm des Genitalhöckers gemeinsam ist. Das älteste von ihnen ist das Corpus cavernosum penis, dessen einheitliche Anlage beim Menschen erst im Laufe der Entwickelung, und zwar unvollkommen aufgeteilt wird. Von einem Corpus cavernosum glandis kann man mit besonderem Recht sprechen, wenn man an die selbständige Entstehung denkt, doch ist angesichts des histologischen Charakters die Bezeichnung nicht zulässig, da wirklich kavernöses Gewebe hier nicht vorkommt.

Tafelerklärung.

Tafel 15/16.

Fig. 1 (vergl. S. 146). Abbildung des Modells der Cowperschen Drüsen eines 210 mm langen menschlichen Embryos. Seitenansicht. Vergrösserung 30 : 1. U. Samenharnröhre, St. Stammschlauch, H. Drüse, A. accessorische Drüsen. Die intrabulbäre Partie ist nicht gefärbt, die extrabulbäre bläulich. (Über die Herstellung dieses Modells sei hier nachgeholt, dass die 15 μ dicken Schnitte mit dem Projektionsapparat bei einer 50× Vergrösserung gezeichnet wurden. Abgebildet wurde jeder Schnitt der Serie. Bei der Rekonstruktion der Samenharnröhre wurden einzelne Schnitte ausgelassen und dafür die folgende Platte doppelt dick gegossen d. h. statt 0,75 mm 1,5 mm dick. In Betracht kommen im ganzen 93 Schnitte der Serie.)

Fig. 2 (vergl. S. 146). Abbildung des Modells der Cowperschen Drüsen eines 210 mm langen menschlichen Embryos. Vom Damm aus gesehen. Vergrösserung 30 : 1. Bezeichnungen wie oben.

Fig. 3 (vergl. S. 148). Graphische Rekonstruktion der Mündung der Stammschläuche der Cowperschen Drüsen eines 280 mm langen menschlichen Embryos. Gezeichnet mit Zeiss-Objektiv a³ Ocular 4*. U. Samenharnröhre, St. Stammschlauch, Dr. A. Drüsenanhang, A. accessorische Drüse.

Fig. 4 (vergl. S. 150). Abbildung eines Plattenmodells, welches ein Stück des Stammschlauches der Cowperschen Drüsen beim Erwachsenen darstellt. Vergrösserung des Modells 150×. Jeder Schnitt modelliert. Rekonstruktion des Epithelrohrs. Das Rohr wurde nach Fertigstellung der Länge nach aufgeschnitten. Hier ist das vordere Stück abgebildet. Technik wie bei Plattenmodell B im ersten Teil.

Fig. 5 (vergl. S. 162). Drüse des ektodermalen Mündungsstückes. Erwachsener. Schnitt durch die Verästelungen. Vergrösserung: 145 : 1.

Fig. 6, 7, 8 u. 9 (vergl. S. 169). Graphische Rekonstruktion von 5 Prostatadrüsen eines 280 mm langen menschlichen Embryos. Gezeichnet mit Zeiss-Objektiv A. Ocular 4*. U. Samenharnröhre, Dr. Drüse. Die Drüsen lagen an der ventralen und lateralen Wand der Urethra.

Tafel 17/18.

Fig. 1 (vergl. S. 149). Cowpersche Drüsen eines acht Monate alten menschlichen Embryos. Längsschnitt. Vergrösserung: 190 : 1. Getroffen ist die Teilungsstelle des Stammschlauches. St. Stammschlauch, Nschl. Nebenschlauch, E. embryonales Epithel, Dr. secernierendes Drüsenepithel, Tst. Teilungsstelle.

Fig. 2 (vergl. S. 162). Drüse des ektodermalen Mündungsstückes. Erwachsener. Querschnitt. Vergrösserung 250 : 1.

Fig. 3 (vergl. S. 162). Drüse des ektodermalen Mündungsstückes. Erwachsener. Einmündung der Drüse in die Samenharnröhre. Vergrösserung 160 : 1. U. Samenröhre, Dr. Drüse, A. Alveolen.

Fig. 4 (vergl. S. 150 u. 162). Abbildung eines Schnittes der Serie, welche zu der Rekonstruktion des Modells D verwendet wurde. Vergrösserung 190 : 1.

Tafel 19.

Fig. 1 (vergl. S. 193 des Anhangs). Corpus cavernosum penis eines acht Monate alten Embryo. Vergrösserung 63 : 1, A. Arterie, welche mit einer Arterie der anderen Hälfte kommuniziert. Cav. kavernöse Räume. Cav_i. kavernöser Raum, welcher in die andere Hälfte hinüberreicht. l. längsverlaufende Faser der Hülle. c. cirkuläre Faser der Hülle. P. Septum pectiniforme.

Tafel 20.

Fig. 2 (vergl. S. 194 des Anhangs). Acht Monate alter menschlicher Embryo. Glans. Vergrösserung 94 : 1. a. Epithel, die Blätter des Präputiums noch zusammengeklebt, b. lichte Zone ganz ohne kavernöse Gewebe, c. dunkle Zone mit wenig erweiterten Blutgefässen und Nerven.

Fig. 3 (vergl. S. 194 des Anhangs). Acht Monate alter menschlicher Embryo. Corpus cavernosum penis. Vergrösserung 94 : 1.

Fig. 4 (vergl. S. 194 des Anhangs). Acht Monate alter menschlicher Embryo. Corpus cavernosum urethrae. Vergrösserung 94 : 1. Dr. Drüse, H. Hülle.

ÜBER DIE

SEMIPLACENTA MULTIPLEX

VON

CERVUS ELAPHUS L.

VON

H. STRAHL,
GIESSEN.

Mit 5 Abbildungen auf Tafel A, B, C.

Fig. 3.



Fig. 1.



Fig. 2.

Bei der grossen Zahl von Placentar-Arbeiten, welche die letzten Jahre gebracht haben, überwiegen im ganzen die Mitteilungen über den Aufbau der Vollplacenten gegenüber denjenigen, welche sich mit dem der Halbplacenten beschäftigen. Es mag sein, dass die komplizierteren Vollplacenten gerade der Schwierigkeit der Beurteilung ihres Baues halber mehr Anziehungskraft für die Autoren besitzen, als die im ganzen einfacher angelegten Halbplacenten. Aber mit Unrecht, denn die wenigen Arbeiten, welche sich mit den Halbplacenten der Indeciduaten beschäftigen, haben dafür eine Reihe wesentlicher Fortschritte in der Erkenntnis gebracht und namentlich unsere Vorstellungen über die Ernährungsvorgänge in diesen Placenten gefördert. Ich nenne hier besonders die Arbeiten von Kolster, der sich eingehend mit der Frage des Überganges von Nährmaterial von dem Muttertier auf die Frucht beschäftigt und gezeigt hat, in welch ausgiebigem Masse geformte Bestandteile der Mutter zur Ernährung des Fötus verwendet werden.

Kolster (Weitere Beiträge zur Kenntnis der Embryotrophe bei Indeciduaten. Anatomische Hefte von Merkel und Bonnet, Bd. 20, 1902) hat von Wiederkäuern nach genannter Richtung die Uteri von Rind und Schaf in grösserer Anzahl untersuchen können und hat neben diesen auch je einen Uterus gravidus vom Reh und vom Rothirsch für seine Studien zur Verfügung gehabt; dass es Schwierigkeiten macht, von unseren einheimi-

schen Cerviden Material in geeignetem Zustand zur Untersuchung zu bekommen, ist begreiflich, und Kolster beklagt es, dass er nicht mehr von demselben gewinnen konnte.

Ich bin in der Lage, hierzu ergänzen; bei meinen Bemühungen, Material für die vergleichende Anatomie der Placenta zu sammeln, ist es mir gelungen, eine Anzahl gravider und nicht gravider Uteri von Cervus elaphus L. zu bekommen, über deren Untersuchung ich nachstehend um so lieber berichte, als einmal an sich solche Mitteilungen über die Placentar-Entwickelung von Cerviden nur in ganz geringer Zahl vorliegen und namentlich — abgesehen von denjenigen Kolsters — solche aus neuerer Zeit mir nicht bekannt sind, bei welchen die Autoren mit den Hilfsmitteln der modernen histologischen Technik gearbeitet haben. Endlich, weil sich auch für mich unerwartete und, wie mir scheint, prinzipiell nicht ganz unwesentliche Verschiedenheiten im Aufbau der Placentome des Rothirsches gegenüber denjenigen der bisher untersuchten Wiederkäuer ergeben haben.

Das Cerviden-Material war mir neben anderem gerade deshalb besonders wertvoll, weil in der Reihe der von mir untersuchten Placentarformen die Semiplacenta multiplex verhältnismässig knapp vertreten ist und ich freue mich, diese Lücke in meinem Arbeitsmaterial jetzt wenigstens teilweise ausfüllen zu können.

Die Möglichkeit der Bearbeitung des wertvollen Materiales verdanke ich dem verständnisvollen und liebenswürdigen Entgegenkommen meines verehrten Freundes, des Herrn Rittergutsbesitzers M. Traun, dem ich auch an dieser Stelle danken möchte.

Von älteren Untersuchungen über gravide Uteri von Cerviden verweise ich auf die bekannte Arbeit von Bischoff über die Entwickelung des Rehes, welche neben vielen Mitteilungen über frühe Entwickelungsstadien des Embryo auch einige über ältere enthält, in denen bereits Placentome angelegt waren,

welche Bischoff abbildet. Turner erwähnt in seinen Lectures on the comparative anatomy of the placenta der Placenten von Reh und Hirsch nur mit einem kurzen Satz, hat aber später noch Mitteilungen über die Placenta des Ren sowie über die von Cervus mexicanus und porcinus gemacht.

Ein Uterus von Cervus porcinus, welchen er untersuchen konnte, enthielt nur noch die Placentome, aber keinen Fetus mehr. Von den 5 Placentomen sassen je 2 in jedem Horn, ein fünftes auf dem freien Rande des Septums zwischen beiden. Unter der Karunkel[1]) liegen Drüsen, die Karunkel selbst besteht aus Bindegewebe mit langen schlauchförmigen Gruben, welche auf den grössten Teil ihrer Länge einfach und ungeteilt sind: dementsprechend sind die Zotten fadenförmig und ohne Seitenzweige und unterscheiden sich hierdurch und durch ihre geschlossene Anordnung wesentlich von den entsprechenden Gebilden beim Ren, bei Schaf und Kuh.

Ein Uterus von Cervus mexicanus enthielt zwei Feten von $3^1/_2$ Zoll Scheitel-Steisslänge. Die Fetal-Membranen unterscheiden sich hier wesentlich von den bis dahin für die Wiederkäuer beschriebenen Formen: In jedem Horn finden sich 3 breite, grosse Placentome, deren Zotten in ähnlicher Weise baumförmig verzweigt sind, wie diejenigen von Rangifer tarandus. Daneben kommen kleinere Placentome vor, deren Karunkeln sich nicht wesentlich über die Uterusoberfläche erheben; ferner diffus ver-

[1]) Turner gebraucht die Ausdrücke Karunkel und Kotyledo im umgekehrten Sinne, als wie dieselben bei der Mehrzahl der deutschen Autoren verwendet werden. Ich möchte bei der von mir in Hertwigs Handbuch der Entwickelungslehre vorgeschlagenen Terminologie, welche in mehreren Lehrbüchern Annahme gefunden hat, bleiben und sagen, dass eine vom Uterus gebildete „Karunkel“ mit den Zotten des „Kotyledo“ ein „Placentom“ formiert; der Terminus Kotyledo ist in dem gebrauchten Sinne sprachlich anfechtbar, da er nur für einzelne nicht für alle Stadien der Placentar-Bildung passt, hat sich aber eingebürgert und deshalb möchte ich ihn nicht ganz gestrichen wissen; er wäre für den deutschen Autor auch ganz gut durch „Zottenfeld“ zu ergänzen.

teilte Zotten und ein Rest glatter Chorion-Oberfläche. Die Placenta ist somit eine Kombination von einer kotyledonären und einer diffusen.

Turner denkt an die Möglichkeit, dass man hier eine Art Übergangsform von der diffusen in die Placenta multiplex vor sich habe; die multiple Form könne aus der diffusen durch Atrophie der Zotten auf dem einen und Wachstum derselben auf anderen Abschnitten des Chorion entstanden sein. Übrigens warnt er davor, die Placenta zur Klassifizierung der Säuger zu benutzen, ein Standpunkt, welchen ich durchaus teile.

Die Semiplacenta von Cervus mexicanus ist jedenfalls eine sehr eigenartig gebaute. Wenn man versucht, sie nach dem von Turner Beschriebenen in eine der von mir vorgeschlagenen Gruppen von Placenten (cf. Hertwigs Handbuch der Entwickelungslehre, S. 275) unterzubringen, und einen entsprechenden Terminus zu schaffen, so könnte man dieselben zweckmässig als Semiplacenta multiplex composita den übrigen multiplen Halbplacenten anreihen.

Unter die gleiche Gruppe wäre übrigens nach den Untersuchungen von Kolster auch die Semiplacenta multiplex des Rindes einzufügen, wenn auch die Bilder derselben im einzelnen von denjenigen von Cervus mexicanus abweichen.

Bei meinen früheren Placentar-Arbeiten habe ich mehrfach darauf hingewiesen, welch wesentliche Unterschiede in dem Aufbau selbst einander sehr nahestehender Tierformen vorkommen; einen Beweis hierfür geben also auch die Cerviden-Placenten, wie aus den Untersuchungen von Turner hervorgeht, und wie weiter ein Vergleich meiner nachstehend mitgeteilten Beobachtungen mit denen des englischen Forschers und denjenigen Kolsters lehrt. Es scheinen mir gerade in dieser Richtung die Untersuchungen Turners von besonderem Wert.

Mein eigenes Material besteht aus einigen nicht graviden Uteris des Rothirsches und aus sieben desgleichen graviden



Fig. 4.

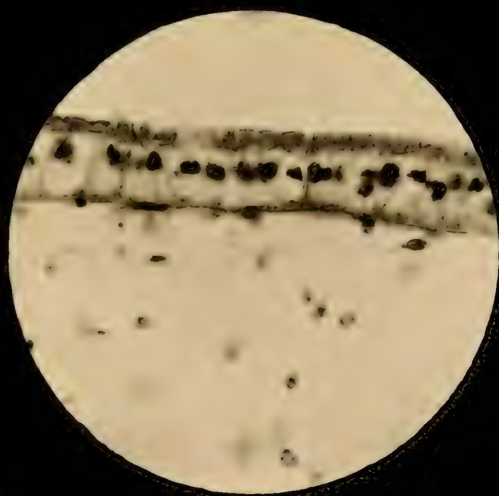


Fig. 5.

von Tieren, welche in der Zeit von Mitte November bis Mitte Februar erlegt wurden.

Der nicht gravide Uterus zeigt bei der Eröffnung eine ziemlich glatte Schleimhaut-Oberfläche, welche an der einen Seite ungefähr entsprechend dem Mesometrium sich zu einer Längsfalte erhebt, die an einigen Stellen durch kleine Unterbrechungen in einzelne Abteilungen, etwa fünf in jedem Uterushorn, zerlegt wird. Die so entstehenden langen Schleimhautwülste sind die uterinen Unterlagen für die späteren Placentome, die Karunkeln. Auf dem Querschnitt durch den Uterus erscheint die Karunkel wie ein kleiner, einfacher, breiter und etwas seitlich aufgesetzter Fortsatz der Schleimhaut. Man kann hiernach z. B. den Uterus des Hirsches von demjenigen des Rehes schon im Schnittpräparat unterscheiden. Die Schleimhaut im Rehuterus zeigt neben den mehr getrennten langen Karunkeln auch noch kleinere Falten, so dass der Querschnitt des einzelnen Uterushornes sternförmig erscheint. An Uterusquerschnitten der Gemse, die ich besitze, erscheint das ganze Lumen noch ausgesprochener sternförmig, so dass man hieraus allein auf eine grössere Zahl nebeneinander gelegener Karunkeln schliessen kann, was die Untersuchung ganzer Uteri durchaus bestätigt.

Der am wenigsten weit entwickelte meiner Hirsch-Uteri enthält einen kleineren Fetus von etwa 3 cm Scheitel-Steisslänge. Ich habe die Fruchtblase, nachdem der Fetus in situ photographiert und einige Placentome in toto für mikroskopische Untersuchung herausgenommen waren, vorsichtig aus dem Uterus ausgelöst. Dabei zeigte sich, dass ich ganz frühe Stadien der Placentomentwickelung vor mir hatte. Die den Tuben am nächsten stehenden sind am weitesten zurück, sie zeigen die Karunkeln als ganz flache aber ziemlich breite und mit der ganzen Fläche aufsitzende Scheibchen mit niedrigen Vertiefungen; in letzteren sassen die kleinen Zöttchen des Zottenfeldes, welche ein überaus zierliches Bild liefern. Sie sind in der Mitte am stärksten und

werden nach den Rändern flacher; sie sind dabei in unzweifelhafte Reihen gestellt. Dies Verhalten tritt noch besser an den mittleren Placentomen hervor, welche etwas weiter entwickelt sind, bei denen sich aber immer noch die Zotten leicht aus den Gruben der Karunkeln herausziehen liessen.

Der Fruchtsack reicht durch beide Uterus-Hörner hindurch; das fetusfreie Horn zeigt so ziemlich die gleiche Form und Anordnung der Placentome, wie dasjenige, welches den Fetus enthält.

Von dem feineren Bau der Placentome kann ich sagen, dass die Karunkel breit auf der Uterusschleimhaut aufsitzt; fast unter dem ganzen unteren Abschnitt derselben zieht sich eine Schicht dünner Drüsentubuli her, welche nur in dem centralsten Teil der Karunkel eine kleine Unterbrechung zeigt.

Die Krypten der Karunkel sind von einem an den beiden Enden hohen gegen die Oberfläche niedrigeren Epithel ausgekleidet und durch breite Bindegewebsstrassen voneinander getrennt; sie nehmen die kurzen ziemlich breiten Zotten auf.

Neben den Placentomen ist die freie Uterus-Oberfläche von einem niedrigen Epithel überzogen. In der Tiefe der Schleimhaut liegen auch hier reichlich schmale Drüsentubuli, deren Hälse dicht unter der Oberfläche bedeutend erweitert erscheinen und auch ein höheres, cylindrisches Epithel besitzen.

Die beiden Uteri 2 und 3 stehen auf einer ziemlich gleichen Entwickelungsstufe. Der eine besitzt einen Fetus von etwa 11 cm, der andere einen solchen von 13 cm Scheitel-Steisslänge.

Die Placentome sind in beiden Uteris jetzt schon ziemlich gross; die grössten bilden ovale Buckel von etwa 5 : 3 cm, daneben sind, namentlich gegen das Tubenende, kleinere vorhanden; bei dem einen Uterus etwa fünf in jedem Horn, eine Zahl, die mir häufig aber nicht ausschliesslich vorhanden zu sein scheint, und die Placentome beider Hörner annähernd gleichmässig entwickelt, beim anderen im fetusfreien Horn weniger

Placentome als im graviden. Die Placentome sind in Reihen gestellt und liegen etwas lateral vom Ansatz des Mesometrium. An dem mir fixiert zugegangenen Material wollen sich die Zotten aus den Placentomen nicht mehr unversehrt herausziehen lassen; an einem Placentom sind sie aber bereits frisch aus ihren Gruben gelöst, und sie präsentieren sich hier als ziemlich dicke parallel gestellte Stämme, welche eine Strecke weit unverzweigt sind, um dann ziemlich plötzlich in ein Büschelchen feiner Fäden zu zerfallen; ich halte es dabei für möglich, dass die letzten fast rein epithelialen Zottenspitzen in den uterinen Gruben stecken geblieben sein mögen, und also an den herausgenommenen Zotten fehlen. Flächenschnitte durch die ganzen Placentome bieten schon makroskopisch ein sehr zierliches Bild. Solche aus den oberen Abschnitten des Placentomes zeigen ein System schmaler Leisten, welche breite Felder, die dicken Zottenstämme, einschliessen; in den tieferen Teilen des Placentomes findet man, dem makroskopischen Bau der Zottenspitzen entsprechend, viel mehr Einzelfelder, dieselben sind aber wesentlich kleiner. Eine besondere Reihenstellung vermag ich an den Zotten nicht mehr nachzuweisen, wenn auch das ganze Bild noch ein recht regelmässiges ist.

Die Uterusoberfläche zwischen den Placentomen ist glatt, auf den gegenüberliegenden Chorionteilen fehlt jede Andeutung von interplacentaren Zotten.

Für die Herstellung von Schnittpräparaten habe ich von Uterus 3 ein kleineres, von 2 ein grösseres, auch in seinem Inneren weiter entwickeltes Placentom verwendet und möchte zuerst das minder grosse Placentom von 3 besprechen.

Der Schnitt mitten durch das Placentom 3 zeigt, dass dasselbe breitbasig auf der Uteruswand aufsitzt und dass fast unter der ganzen Fläche kleine Drüsendurchschnitte vorhanden sind. In seinen höheren und tieferen Teilen lässt das Placentom zwei Abschnitte unterscheiden, welche hier leidlich, in dem Placentom 2

aber sehr auffällig sich gegeneinander absetzen. Der obere enthält die breiten Zottenbasen, der tiefe die schmalen Zottenspitzen. Die mütterlichen Teile zwischen ersteren sind beschränkt auf ziemlich dünne Bindegewebssepten, welche aber von einem starken Epithel überzogen sind. Diesem gegenüber liegt das Zottenepithel, das aus grossen cylindrischen Zellen besteht; zwischen fetalem und mütterlichem Epithel finde ich vielfach amorphe gelbliche Massen, welche ich als geronnene Flüssigkeit, Embryotrophe, auffasse. Zwischen den Zottenspitzen ist das mütterliche Gewebe sehr viel stärker, Uterusepithel und auch Zottenepithel ausgiebiger. Vor den Zottenspitzen liegt fast durchgängig noch ein Teil der mütterlichen Krypte, welcher zottenfrei ist, so dass man annehmen muss, dass er selbständig und unabhängig von der Zotte in die Tiefe wächst; auch er ist meist mit geronnener Embryotrophe gefüllt.

Das geschnittene Placentom von 2 ist nicht unbeträchtlich grösser, als das oben beschriebene von Uterus 3. Bei schwacher Vergrösserung erscheint die Allgemein-Anordnung der Teile der von 3 sehr ähnlich. Auch hier sitzt das Placentom der Unterlage breit auf (Fig. 1), auch hier ist ohne weiteres die Gliederung in einen oberen und einen tiefen Abschnitt ersichtlich. In dem oberen liegen als helle Strassen die Durchschnitte der breiten Zottenbasen; der in der Figur dunklere tiefe Teil enthält in einer viel dichteren mütterlichen Grundlage die feinen Spitzen der Zotten.

Unterschiede gegenüber dem besprochenen Placentom 3 treten erst bei mittlerer und stärkerer Vergrösserung zu Tage: Als Fortschritt in der Entwickelung ist zu verzeichnen, dass die Drüsen unter dem Placentom in der Mitte fehlen, sie sind auf einen Ring an der Peripherie beschränkt; sie münden übrigens wie auch von anderen Wiederkäuern bekannt, nur seitlich neben, nicht in den Placentomen nach der Oberfläche.

Im Placentom selbst finde ich eine sehr gute natürliche In-

jektion der Blutgefässe, die im mütterlichen Bindegewebe die Kapillaren als enge Netze dicht unter dem Epithel zeigt, vielfach in Buckeln gegen das Epithel vorspringend; ferner einen sehr wesentlichen Unterschied gegen 3: In dem obersten Teil des Placentomes, also zwischen den Zottenbasen, ist das ganze mütterliche Gewebe in einem exquisiten Zerfall begriffen. Das Epithel fehlt, das Bindegewebe ist auf schmale nekrotische Strassen beschränkt und das Zottenepithel gegenüber diesen zu hohen blasigen Zellen ausgewachsen. Ich sehe in dieser Erscheinung den Beginn eines Zerfalles vom ganzen oberen Abschnitt der mütterlichen (uterinen) Grundlage der Placentome, der in den älteren Stadien in einem sehr viel intensiveren Grade einsetzt und zu einer Rückbildung beträchtlicher Abschnitte der Placentome führt. Das eingeschmolzene mütterliche Gewebe wird unmittelbar zur Ernährung des Fetus verwendet, von den Chorion-Epithelien aufgenommen und von den Zotten resorbiert.

Die Erscheinung, dass mütterliche Teile zerfallen und dass deren Verfallsprodukte von fetalen resorbiert werden, ist eine in der Tierreihe weit verbreitete; sie ist in den letzten Jahren von zahlreichen Autoren eingehend studiert; ich brauche nun auf meine Berichte über die Placentar-Anatomie in den Ergebnissen der Anatomie, sowie namentlich in Hertwigs Handbuch der Entwickelungslehre zu verweisen. In so eigenartiger Form, wie sie uns hier entgegentritt, kenne ich sie von den Placenten anderer Tiere nicht; namentlich nicht von den Uteris der bisher untersuchten Wiederkäuer, für welche die landläufige Vorstellung eigentlich ein Erhaltenbleiben des gesamten mütterlichen Gewebes bis zur Geburt verlangt.

Die vier älteren Uteri 4—7 stammen aus der Zeit von Ende Januar bis Ausgang Februar. Sie enthielten Feten von etwa 27—30 cm Länge und sind im ganzen in ihrer makroskopischen

und was wesentlicher ist, in ihren feineren Bauverhältnissen einander so ähnlich, dass sie zusammen abgehandelt werden können.

Die Placentome sind zu 4—5 in jedem Uterushorn vorhanden; in einem Falle sass, ähnlich wie das Turner für Cervus porcinus beschreibt, ein kleines Placentom gerade auf dem Septum zwischen den beiden Uterushörnern. Vielfach sind die gegen die Tubenenden des Uterus gelegenen Placentome wesentlich kleiner, als die mehr in der Mitte des Hornes liegenden. Die Grösse der Placentome bei dem einen von Ende Januar stammenden Uterus kommt bis zu 6½ auf 7½ cm, während bei einem anderen Tragsack vom 20. Februar das grösste Placentom schon 9:9½ cm misst.

Dabei macht sich jetzt eine deutliche Stielbildung bemerkbar; ein senkrechter Querschnitt durch eines der Placentome von Uterus 6 zeigt, wie der Zusammenhang der Basis des Placentomes mit der unterliegenden Uteruswand auf eine schmale Brücke — den Durchschnitt durch eine lange aber dünne Leiste — beschränkt ist. Es ist also, ähnlich wie man das bei einzelnen discoidalen Placenten findet, das Placentom während der Gravidität von der Unterlage allmählich losgelöst. Leider konnte ich bislang den feineren Vorgang dieser Lösung, der vermutlich in einer Unterwachsung des Placentomes durch das Uterus-Epithel bestehen wird, bei meinen Präparaten nicht verfolgen, auch nicht feststellen, wie sich die Verhältnisse inter partum machen, was zu wissen von lebhaftem Interesse wäre.

Eine Entwickelung von Zotten in den interplacentaren Bezirken des Chorion hat bei den älteren Uteris stattgefunden, aber sie bleibt auf einem sehr geringen Grad beschränkt, soweit ich an den fixierten Objekten feststellen konnte, bei denen vielfach die Chorionoberfläche auch zwischen den Placentomen recht fest an der Innenwand des Uterus haftet. An einzelnen Stellen finde ich auf dem sonst glatten Chorion unzweifelhafte kleine Wucherungen vor.

Ich bilde in Figur 2 ein Stück eines senkrechten Durchschnittes durch die Mitte eines Placentomes von Uterus 4 ab. Die Figur lässt unterhalb des Chorion ch an dem Schnitte 5 Zonen a bis e unterscheiden, von denen a und b sich leidlich scharf gegeneinander absetzen, b in c allmählich übergeht, während d und e wieder ganz scharf getrennt sind; e ist Muskulatur, d subplacentares Bindegewebe.

Die Zone a wird fast vollkommen von den breiten Teilen der Zotten eingenommen. Schon die ganz schwache Vergrösserung der Figur 2 zeigt, dass zwischen diesen von dem mütterlichen Gewebe nur noch ganz schmale Streifen erhalten sind. Besser geht das noch aus Figur 3 hervor, welche von einem entsprechenden Schnitt nur den oberen Rand, aber diesen stärker vergrössert, wiedergiebt. Von dem Chorion (Ch) gehen die breiten Zotten (Z) in das Placentom. Zwischen diesen liegen schmale, dunkel gefärbte, zum Teil sehr auffällig korkzieherartig gewundene Streifen. Das sind die ganzen Reste, welche an diesen Stellen von dem mütterlichen Anteil des Placentomes erhalten sind.

Die zweite Zone b zeigt, wie das auch die stärker vergrösserte Figur 4 lehrt, zwischen den hellen fetalen Zotten wesentlich breitere dunkle Strassen mütterlichen Gewebes; die dritte, tiefste Zone c, erscheint im Schnittbild dunkel, weil in ihr die breiten Zotten fehlen und ersetzt werden durch eine beträchtlich grössere Zahl feinerer Stämmchen, den büschelförmigen Spitzchen der breiten Basalteile. Diesen fehlt die breite Grundlage von fetalem Bindegewebe, welche die Zottenbasen so hell erscheinen lässt und darum heben sie sich im photographischen Bild nur sehr wenig von dem angrenzenden mütterlichen Gewebe ab.

Starke Vergrösserungen lehren, dass in der Oberflächen-Zone a nirgends mehr ein Uterus-Epithel, ja vielfach überhaupt kaum noch mütterliches Bindegewebe vorhanden ist; an einigen

Stellen berühren sich die Oberflächen benachbarter Zotten unmittelbar; direkt unter der Membrana chorii liegt eine fädige Masse, in welcher keine Kerne mehr nachweisbar sind. Dann kommen etwas tiefer Septen, welche zwar auch auf dünne Fäden reduziert erscheinen, immerhin aber noch an Kernen oder an Kernresten ihre Herkunft vom mütterlichen Bindegewebe erkennen lassen.

In der Mittelzone liegen die Verhältnisse wesentlich anders; in dieser sind die mütterlichen Septen nicht nekrotisch und auf dem Bindegewebe ist durchweg ein, wenn auch niedriges, so doch deutliches Uterus-Epithel nachweisbar.

Dies Epithel zeigt in einzelnen seiner Teile die Tendenz, sich symplasmatisch zu verändern, indem Gruppen von vielkernigen Zellen in ihm auftreten; dieselben sind an dieser Stelle wohl als Vorstufen des Zerfalles anzusehen, und hier und da findet man auch in dieser Region schon etwas zerfallendes Gewebe zwischen uterinem und fetalem Epithel.

In den tiefsten Schichten des Placentomes werden die mütterlichen Septen kräftiger und namentlich zahlreicher; sie sind von einem sehr wohl erhaltenen Epithel überzogen, welches keine Spur von Rückbildungserscheinungen zeigt und zumeist sehr fest mit dem Zottenepithel verbunden ist.

Auch die Zotten verhalten sich in den verschiedenen Zonen sehr ungleich, was in minderem Grade an dem bindegewebigen Grundstock, sehr auffällig aber am Epithel hervortritt. Das Bindegewebe ist in dem basalen, nach der Membrana chorii zu gelegenen Abschnitt der Zotten lockerer als in den Spitzen, sehr viel zellenärmer als dort.

Das Epithel der Zottenspitzen und das der Mittelzone besteht aus unregelmässig polygonalen Zellen, welche zum Teil in Schichten übereinander gelagert und dem Uterus-Epithel dicht angeschmiegt sind.

Durchaus anders ist das Bild des Zellenepithels an der

Zottenbasis, da, wo es den nekrotischen Resten des mütterlichen Placentom-Anteiles gegenüber liegt. Hier wird dasselbe gebildet von hohen, sehr hellen, vielfach cylindrischen *Zellen, welche an ihrer Oberfläche — nicht überall gleich deutlich, aber an vielen Stellen ganz unzweifelhaft — einen so hohen Stäbchenbesatz zeigen, dass man fast von einem Flimmerepithel reden kann.*

Ich bilde in Figur 5 den Abdruck eines Photogrammes dieses Epithels bei starker Vergrösserung ab. Die Figur zeigt bei starker Vergrösserung den aus einem sehr zarten Bindegewebe bestehenden Grundstock der Zotte, auf welchen am oberen Rande — die Zotte ist horizontal gelagert gedacht — die Epithelschicht aufliegt. Dieselbe besitzt die oben beschriebene Form und ich glaube, dass der Bürstensaum auch in der Reproduktion ausreichend deutlich herauskommt.

Behandelt man die Schnitte nach Vorfärbung in Hämalaun in einer wässerigen Pikrinsäure-Lösung nach, so färben sich die zerfallenden mütterlichen Gewebsteile intensiv gelb. Denselben gelben Farbenton nehmen dann auch die Chorion-Epithelien an, während der bindegewebige Grundstock der Zotte auf die Färbung nicht reagiert. Die nächstliegende Erklärung für diese Erscheinung ist jedenfalls, dass die zerfallenden mütterlichen Gewebsbestandteile von den Chorion-Epithelien aufgenommen sind und von diesen weiter verarbeitet werden, wobei die Zotten-Epithelien die mütterlichen Teile zunächst noch so weit in Substanz enthalten können, dass sie auch die diesen eigentümliche Reaktion auf die Pikrinsäure geben.

Dazu stimmt, dass sich die Cylinder-Zellen als Zottenepithel so weit finden, als in den mütterlichen Teilen das Epithel fehlt, also zerfallende Gewebsbestandteile vor den Zotten vorhanden sind. Ich muss dabei aber besonders darauf aufmerksam machen, dass ich bislang in meinen Präparaten nirgends extravasiertes mütterliches Blut beobachtet habe, wie solches aus den Placen-

tomen anderer Wiederkäuer bekannt ist, es scheint, als ob in dem mütterlichen Bindegewebe zuerst die Gefässe rückgebildet werden, möglicherweise ist der Schwund der Blutgefässe der erste Schnitt in der Rückbildung des uterinen Gewebes, welcher überhaupt einsetzt. Erst nach teilweiser Rückbildung der Gefässe beginnt die Nekrose des übrigen Uteringewebes und bei dieser kann dann eine Extravasierung von Blut nicht mehr erfolgen.

Wenn Kolster für seinen Hirsch-Uterus ein Vorkommen von Extravasaten in den Drüsenschläuchen beschreibt, so zweifle ich natürlich nicht an der Richtigkeit der Beobachtung. Meine eigenen Untersuchungen beziehen sich ja auch im Augenblick in erster Linie auf die Placentome und nicht auf die Bauverhältnisse der paraplacentaren Uteruswand.

Die gleichen Erscheinungen, wie oben beschrieben, finde ich mit geringen graduellen Variationen in allen den Placentomen der vier älteren Uteri, von denen ich Schnittpräparate angefertigt habe. Als Besonderheit wäre für dieselben eine gewisse Variationsbreite der Zellformen zu erwähnen. Namentlich die Cilien können eine ziemlich verschiedene Länge aufweisen, scheinen auch in wechselnder Menge sich zu finden. Bei geeigneter Behandlung lassen sich vielfach sehr schöne Schlussleisten zwischen den Epithelien nachweisen.

Endlich möchte ich noch erwähnen, dass durch den Zerfall der mütterlichen Placentomteile sehr eigenartige Bilder an den Rändern der Placentome entstehen können, an denen vielfach ziemlich ausgedehnte Partien der Zotten an ihrem Aussenrande ganz frei liegen, von mütterlichem Gewebe unbedeckt. Vielleicht können sich sogar einzelne Zotten vollkommen aus dem Placentom lösen.

Wenn ich jetzt versuche, nach den vorstehend mitgeteilten Beobachtungen ein Bild von der ersten Entwickelung der Hirsch-

Placentome zu entwerfen, so würde sich folgendes ergeben: Wenn der Hirsch-Fetus eine grösste Länge von etwa 3 cm erreicht hat bilden sich kleine Zottenfelder und senken sich dann kurze gerade Zotten in die von einem wohl erhaltenen Epithel überkleideten Krypten der Karunkeln ein. Im weiteren Wachstum gabeln und teilen sich die Zotten an ihren Spitzen, behalten aber dabei ihre gerade Verlaufsrichtung vollkommen bei und treiben keine schräg oder horizontal verlaufenden Seitensprossen, wie man dieselben bei vielen anderen Wiederkäuer Placentomen findet. Sobald diese Fortentwickelung der Zotten eingesetzt hat, beginnt eine Einschmelzung des gesamten obersten mütterlichen Abschnittes der Placentome, die mit einem Zerfall des Uterus-Epithels anfängt, auf welchen ein solcher des mütterlichen Bindegewebes folgt. Mit der Einschmelzung der mütterlichen Placentom-Oberfläche setzt zugleich eine auffällige Veränderung des den zerfallenden mütterlichen Teilen gegenüberliegenden Zottenepitheles ein, welches aus unregelmässig gestalteten geschichteten oder wenigstens mehrzeiligen Formen in ein hohes einschichtiges mit Borsten besetztes Cylinder-Epithel übergeht.

Nach den vorliegenden Bildern und nach dem, was uns zahlreiche Untersuchungen aus der vergleichenden Anatomie der Placenta lehren, ist ein Zweifel wohl nicht möglich, dass die eingeschmolzenen mütterlichen Teile des Placentomes von den Zotten aufgenommen und unmittelbar zum Aufbau des embryonalen Körpers verwendet werden; und man wird auch in der Annahme kaum fehl gehen, dass der Zerfall des Placentomes und die Veränderung der den zerfallenden Teilen gegenüber liegenden Abschnitte des Zottenepitheles in kausalem Zusammenhange stehen, sei es, dass letztere Veränderung unmittelbar von dem Reiz der zerfallenden Gewebe ausgelöst wird, was wohl das

Wahrscheinlichere ist, sei es, dass beide Erscheinungen auf eine gemeinsame Grundursache zurückzuführen sind.

Es handelt sich somit hier um eine Erscheinung, welche bei denjenigen Säugern, die eine Vollplacenta besitzen, eine weitverbreitete und neuerdings eifrig ventilierte ist, die aber in der hier beschriebenen Form und grossen Ausdehnung von Säugern mit Semiplacenten nicht bekannt ist. Wohl kommen, wie wir aus den älteren Untersuchungen Bonnets und Tafanis, aus meinen eigenen früheren und aus den neueren von Kolster wissen, bei diffusen Halbplacenten in breiter Ausdehnung und bei den multiplen zwischen den Placentomen in ausgiebigem Masstabe zerfallende mütterliche Gewebsbestandteile zu gunsten des Fetus zur Resorption; aber in diesen Fällen handelt es sich wohl ausschliesslich um abgeschiedene oder ausgestossene bezw. ausgewanderte mütterliche Teile. Etwas grundsätzlich anderes haben wir hier beim Hirsch vor uns, indem bei diesem die schon gebildeten Placentome selbst zum Teil wieder zerstört und dann von dem Fetus aufgezehrt werden. Es ist der Beginn eines Vorganges, der bei vielen Vollplacenten in sehr viel intensiverem Grade einsetzt und zu weiterer Ausbildung kommt.

Von wesentlichem Interesse wäre es, zu wissen, wie der Einschmelzungsvorgang in späteren Stadien der Gravidität verläuft, und wie die Uteri inter und post partum sich verhalten. Leider wird aber Material in histologisch verwendbarem Zustand nach dieser Richtung wohl noch schwerer als das oben beschriebene und nur durch günstigen Zufall zu erhalten sein. Immerhin kann man aber aus den vorliegenden Stadien der Entwickelung der Hirsch-Placentome schon sagen, dass für unsere Form die Bezeichnung „Indeciduat“ mindestens nicht zweckmässig erscheint; wenn auch nicht gerade inter partum — wie sich hier die Teile verhalten, wissen wir ja bislang überhaupt nicht — so doch vorher gehen aber beträchtliche Teile der umgewandelten Uterinschleimhaut verloren. Hubrecht hat bei

anderer Gelegenheit und aus anderen Gründen schon den Terminis Deciduat und Indeciduat die Berechtigung abgesprochen, und ich selbst habe vorgeschlagen, sie zum mindesten für Einteilung der Säuger nicht mehr zu verwenden, ein Vorschlag, den ich auf Grund meiner oben niedergelegten Beobachtungen nur wiederholen kann[1]. Um so mehr, als ich es nicht für unmöglich halte, dass weitere Untersuchungen von multiplen Halbplacenten noch mehr Zerfallserscheinungen in den Placentomen zu Tage fördern werden. Ich bin im Augenblick nicht in der Lage, die Placentome älterer Graviditätsstadien von Rind oder Schaf untersuchen zu können. Ich kann aber nach jüngeren Stadien vom Schaf schon sagen, dass, wenn man die Verhältnisse des Hirsch-Placentomes kennt, man dann auch beim Schaf Erscheinungen im Placentom findet, welche auf einen ähnlichen Zerfall mütterlichen Gewebes hindeuten, nur dass er lediglich in Spuren vorkommt, wo er in entsprechenden Stadien beim Hirsch in grossen Placentar-Abschnitten nachweisbar ist.

Jedenfalls glaube ich, dass weitere Untersuchungen von Wiederkäuer-Placentomen verschiedener Art wohl noch neue Ergebnisse erwarten lassen, und es erscheint wünschenswert, unsere Kenntnisse auch vom Bau der Semiplacenta multiplex auf neuer und breiterer Grundlage aufzubauen.

[1]) Auch Robinson (Journ. Anat. and Physiol. Vol. 38) beanstandet, wie ich dem Referat des Grafen Spee in Schwalbes Jahresbericht entnehme — das Original der Arbeit ist mir im Augenblick nicht zugängig — neuerdings den Terminus Decidua und will die Termini deciduater und indeciduater Placenten vermieden wissen. Er will aber die von mir vorgeschlagenen Termini „Vollplacenten“ und „Halbplacenten“ durch Placenta conjuncta und Placenta apposita ersetzt wissen. Ich bin mit meinen Bezeichnungen bisher gut ausgekommen und sie erscheinen mir als Verständigungsmittel auch heute noch ganz brauchbar. Da dieselben zudem auch bei anderen Autoren Annahme gefunden haben, so möchte ich dieselben nicht wieder aufgeben.

Figurenerklärung.

Die Schnittbilder sind von mir mit dem neuen Leitzschen photographischen Universal-Apparat, der mir gerade für den vorliegenden Zweck besonders gute Dienste geleistet hat, aufgenommen.

Fig. 1. Placentom von Hirsch 2 im senkrechten Durchschnitt; ganz schwache Vergrösserung. Der obere helle Abschnitt enthält die breiten Zottenbasen, der untere dunkle die feinen Zottenspitzen. Ch. Chorion, M. Muscularis.

Fig. 2. Placentom von Hirsch 4; mittelster Teil im senkrechten Durchschnitt bei ganz schwacher Vergrösserung. ch. Membrana chorii.

Zone a: breite Zottenbasen, zwischen denen nur noch ganz feine Reste der mütterlichen Karunkel liegen.

Zone b: starke (helle) Zotten mit gut erhaltenen, breiteren (dunklen) mütterlichen Zwischenstücken.

Zone c: feine Zottenspitzen.

Zone d: Subplacentares mütterliches Bindegewebe.

Zone e: Rand der Muscularis.

Fig. 3. Placentom Hirsch 4. Oberer Rand eines senkrechten Durchschnittes (Zone a der Fig. 2); stärker vergrössert. Der Schnitt enthält die Membrana chorii (ch.), eine Anzahl von Zottenbasen (Z. Z.) und zwischen diesen den Rest des zu grunde gehenden Abschnittes der Karunkel in Gestalt feiner, dunkler, stark gewundener Linien.

Fig. 4. Placentom Hirsch 4; Schnitt durch Zone b der Fig. 2 bei stärkerer Vergrösserung. Zotten hell, mütterlicher Teil des Placentoms dunkel

Fig. 5. Placentom Hirsch 4; ein Stückchen der Zone a der Fig. 2 bei. starker Vergrösserung. Der Schnitt enthält im unteren Abschnitt einen Teil des bindegewebigen Grundstockes einer isolierten und horizontal gelagerten Zotte. Auf diesem liegt ein hohes, in ganzer Ausdehnung mit Cilien besetztes Epithel. Der Ciliensaum ist etwas retouchiert.

ÜBER

ACCESSORISCHE NEBENNIEREN

BEI

TORPEDO MARMORATA.

VON

E. ZUCKERKANDL,
WIEN.

Mit 3 Figuren im Texte und 5 Figuren auf Tafel 21/22.

Nach den in unserer Litteratur vorliegenden Schilderungen stellt die Nebenniere der Selachier (Interrenalkörper, Organ impaire der Franzosen) ein zumeist unpaares, der dorsalen Fläche einer der Nieren angeschlossenes Organ dar, welches entweder aus einem grösseren oder aus mehreren kleineren, hintereinander gelagerten Stücken besteht und sich durch seine gelbe Farbe von der dunkler gefärbten Niere scharf abhebt. Es sei diesbezüglich auf die Schriften von A. Retzius[1]), Nagel[2]), F. Leydig[2]), J. W. van Wyhe[3]), A. Pettit[4]), B. Haller[5]) und A. Kohn[6]) verwiesen. Nach A. Retzius, dem Entdecker des Interrenalkörpers, ist die Nebenniere der Squaliden ein unpaares Organ. Nagel verlegt den Interrenalkörper von Torpedo marmorata in die Nachbarschaft der linken Niere. Leydig beschreibt den Interrenalkörper von Torpedo Galvanii und T. occellata als unpaares 5''' langes Gebilde, welches zwischen den beiden Nieren lagert und durch eine Querfurche in zwei nicht ganz gleich grosse Hälften geschieden wird. A. Pettit fand bei Scyllium catulus und T. occellata eine unpaare Nebenniere, die

1) Über die Struktur der Nebennieren. Müllers Archiv 1836.

2) Beiträge zur mikroskopischen Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Rochen und Haie. Leipzig 1852.

3) Über die Mesodermsegmente des Rumpfes etc. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 33.

4) Rech. s. l. Capsules surrénales. Journ. de l'Anat. et de la Phys. 1896.

5) Über die Urniere von Acanthias vulgaris. Morphol. Jahrb. Bd. 29.

6) Die Nebennieren der Selachier etc. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 53.

in 2—3 Stücke zerfallen sein kann. Über den Interrenalkörper von Acanthias, der, wie schon A. Retzius angiebt, nur auf einer Seite zur Ausbildung gelangt, liegt von B. Haller eine ausführliche Beschreibung vor. Nach A. Kohn bildet der Interrenalkörper entweder ein einheitliches oder ein in mehrere Stücke geteiltes Organ, wie z. B. bei Torpedo marmorata oder einen schmalen, ziemlich weit nach vorne reichenden Streifen, wie bei Scyllium catulus und Mustela laevis.

Über paarige Interrenalkörper berichten A. Retzius[1]), F. Leydig[2]), Ed. Grynfeltt[3]), O. Aichel[4]) und V. Diamare[5]). A. Retzius fand diese Form bei Raja clavata und Raja Batis an den hinteren Enden der Nieren F. Leydig konnte bei Raja Batis linkerseits vier, rechterseits fünf Interrenalkörper feststellen.

Nach Ed. Grynfeltt stellt der Interrenalkörper der meisten Plagiocephalen ein paariges, wenn auch nicht symmetrisch gelagertes Organ dar. O. Aichels Untersuchungsergebnisse stimmen mit jenen von J. W. van Wyhe überein; nach denselben handelt es sich um paarige Anlagen, die bald miteinander verschmelzen sollen.

Am ausführlichsten lauten die Angaben Diamares, dessen jüngst erschienene Schrift mir nach Abschluss dieser Abhandlung durch die Freundlichkeit des Autors zukam. Diamare hebt die individuelle Variabilität und die Segmentierung des Interrenalkörpers hervor. Wir erfahren z. B., dass bei Trigon violaceus neben einem normalerweise unpaaren Interrenalkörper auf der anderen Körperseite ein kleines Organ derselben Art vorkommen kann, ferner dass in einem der Fälle neben der

1) l. c.

2) l. c.

3) Schwalbes Jahrb. 1905.

4) Vergleichende Entwickelungsgeschichte und Stammesgeschichte der Nebenniere. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 56.

5) Varietà anatomiche dell' interrenale. Arch. di Anat. e di Embriol. Vol. IV. 1905.

grossen Nebenniere jederseits sechs kleine entwickelt waren. Bei Galeus canis wieder ist das kraniale Ende des Interrenalkörpers gespalten und vor den Spaltungsschenkeln können jederseits kleine Gebilde der gleichen Struktur vorhanden sein.

Da kleine Interrenalkörper sich bei der Untersuchung mit unbewaffnetem Auge leicht der Auffindung entziehen, so sind von den Ergebnissen der Präparation mit dem Messer nur jene verlässlich, welche über das paarige Auftreten der Interrenalkörper berichten. Das einseitige Vorkommen dieser Organe kann dagegen nur auf Grundlage von mikroskopischen Untersuchungen behauptet werden. Dies geht auch aus Beobachtungen hervor, welche ich über den Interrenalkörper von Torpedo marmorata gemacht habe. Die makroskopische Präparation lässt bei diesem Tier gewöhnlich nur e i n e n grossen Interrenalkörper erkennen, der in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle dorsomedial an der distalen Portion der linken Niere haftet. Unter 23 Exemplaren von T. marmorata konnte dies an 21 festgestellt werden; nur an 2 Exemplaren lag der Körper an der Rückenfläche der rechten Niere. In einem Falle fand sich ausser dem typischen Interrenalkörper der linken Seite rechterseits (auf der dorsalen Nierenfläche) ein kleiner Körper der gleichen Struktur, der gerade noch mit der Lupe wahrgenommen werden konnte und in einem anderen Falle, der sich dem eben beschriebenen ganz ähnlich verhielt, war der Interrenalkörper der rechten Seite von mikroskopischer Kleinheit (Textfigur 1 i). Wie aus der Ab-

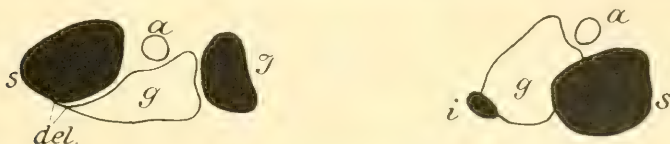


Fig. 1.

Torpedo marmorata. Horizontalschnitt, durch das mediodorsale Stück der Nieren. s. Suprarenalkörper. g. Sympathisches Ganglion. I. linker, i. rechter Interrenalkörper. a. Arterie. Die Nieren wurden nicht eingezeichnet.

bildung ersichtlich ist, liegen beide Interrenalkörper an der medialen, die Suprarenalkörper an der lateralen Seite der sympathischen Ganglien.

Es unterliegt demnach keinem Zweifel, dass auch bei Torpedo marmorata Interrenalkörper in beiden Körperhälften vorkommen, jedoch müssten zur Entscheidung der Frage, ob diese Form zur Regel oder zur Ausnahme gehört, ausgedehntere Untersuchungen angestellt werden. —

Bei Torpedo marmorata kommen überdies recht häufig (in 34,8 % der von mir untersuchten Fälle) kleine rundlich geformte Interrenalkörper vor, die abseits von den Nieren und dem grossen Interrenalkörper oder auf dem letzteren lagern. Um sie von den typischen Interrenalkörpern zu unterscheiden, für welche der Anschluss an die dorso-mediale Fläche der Nieren charakteristisch ist, sollen sie nach der für die Säugetiere getroffenen Einteilung der Nebennierenorgane als accessorische Nebennieren bezeichnet werden. Ihr Standort wechselt; man findet sie:

1. Subperitoneal in der Gegend der Aorta, also zum Unterschied von den typischen Interrenalkörpern ventral von den Nieren (Textfig. 2).

2. Im Gekröse der fingerförmigen Drüse (Textfig. 3).

3. Im Anschluss an den grossen Interrenalkörper.

Am häufigsten ist die sub 1 angeführte Form; sie wurde unter den 23 Fällen, auf die ich schon hingewiesen habe, fünfmal beobachtet. Die angegebene Ziffer dürfte aber das richtige statistische Verhältnis nicht zum Ausdruck bringen, denn es wurden nicht alle Objekte mikroskopisch untersucht und es treten in der bezeichneten Gegend auch mikroskopisch kleine accessorische Nebennieren auf. Die Körper dieser Gruppe liegen entweder vor der Aorta oder, wie häufiger, linkerseits von diesem Gefäss, sind kleinhirsekorngross oder noch kleiner und besitzen

gleich dem Interrenalkörper eine gelbe Farbe. Gewöhnlich ist nur einer entwickelt: ausnahmsweise werden zwei angetroffen.

Die accessorische Nebenniere, im Gekröse der fingerförmigen Drüse wurde unter den 23 Fällen zweimal beobachtet, die dem grossen Interrenalkörper anliegende nur einmal. Das Körperchen besass die Grösse eines Stecknadelkopfes und lag dorsal am kaudalen Ende des Interrenalkörpers. Dieser zeigte die gewöhnliche Grösse, so dass von einer Fragmentierung desselben nicht gut die Rede sein kann.

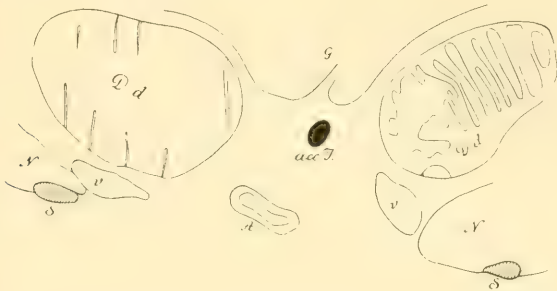


Fig. 2.

Torpedo marmorata ♂. Horizontalschnitt durch die Nierengegend. A. Aorta. D. d. Ductus deferens. acc. I. accessorische Nebenniere. G. Darmgekröss. N. Niere. S. Sympathisches Ganglion. v. Vene.

Der Bau der accessorischen Nebennieren stimmt völlig mit dem des Interrenalkörpers überein. Das Körperchen ist aussen von einer Bindegewebskapsel umschlossen, von der gefässhaltige Fortsätze in das Innere des Körpers eindringen und ein Fachwerk zusammensetzen, in dessen Maschen die zu Strängen gruppierten, polygonalen Epithelzellen untergebracht sind. Die Kerne der Zellen sind gross und deutlich gekörnt, die Zellkörper an mit Hämatoxylin und Eosin behandelten Schnitten blassrot und gleich jenen des Interrenalkörpers infolge des Durchsetztseins mit Fetttröpfchen netzartig granuliert. Das bindegewebige Fachwerk (Tafelfig. 1) ist in seinen peripheren Anteilen deutlicher ausgeprägt als in den centralen, lässt aber auch hier

an Schärfe der Ausprägung nichts zu wünschen übrig. Die Gefässe sind dünnwandig und ihre Endothelbekleidung schmiegt sich, wie dies A. Kohn für den Interrenalkörper angegeben hat, unmittelbar an die Aussenfläche der Zellbalken an.

Eine Diskussion über die Bildung der accessorischen Nebennieren bei Torpedo marmorata hat wenig Aussicht auf Erfolg, da es an der Vorbedingung zu einer solchen, nämlich an erschöpfenden Kenntnissen über den Entwickelungsgang des Interrenalkörpers

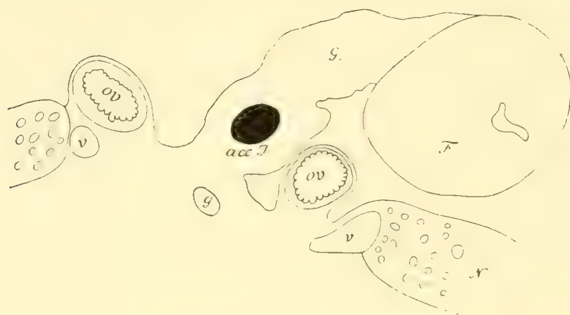


Fig. 3.

Torpedo marmorata ♀. Horizontalschnitt entsprechend der fingerförmigen Drüse (F). acc. I. accessorische Nebenniere. N. Niere. Ov. Ovidukt. v. Vene. G. Gekröse der fingerförmigen Drüse. g Gefäss.

bei den Selachiern und speziell bei Torpedo marmorata fehlt. Die Ansichten über den Ursprungsort des Interrenalkörpers, der Form seiner Anlage stimmen nicht überein. Hinsichtlich des ersteren habe ich durch die Untersuchung von Scyllium canicula Erfahrungen gesammelt, die mit jenen von van Wyhe[1]), C. Rabl[2]), und H. Poll[3]) übereinstimmen und lehren, dass der Interrenalkörper sich aus dem Cölomepithel an der Radix mesenterii und unabhängig von den Urnieren entwickelt. Bei diesen Untersuchungen ist mir aufgefallen, dass an den mir vorgelegenen

1) l. c.

2) Theorie des Mesoderms. Morph. Jahrb. Bd. 24.

3) Die Anlage der Zwischenniere bei den Haifischen. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 62. 1903.

Serien von Scyllium canicula in bestimmten Entwickelungsstadien ohne Ausnahme grosse Zellen, deren Aussehen mit jenem der Geschlechtszellen übereinstimmt (sogenannte primitive Keimzellen v. Nussbaum, Ureier) im embryonalen Interrenalkörper vorkommen. Die Keimzellen, über deren normales und abnormales Verhalten die Schriften von John Beard[1]) einzusehen sind, liegen teils oberflächlich, wie dies C. Rabl für Pristiurus melanostomus abgebildet hat, teils im Inneren des Interrenalkörpers[2]). An manchen Stellen nehmen sie fast vollständig den centralen, leistenförmigen Anteil des Interrenalkörpers ein, der die Verbindung mit dem Cölomepithel herstellt, so dass am Durchschnitt der Interrenalkörper förmlich an einem aus Keimzellen zusammengesetzten Stiel hängt. Auf der Tafelfig. 2 und 4 sind Keimzellen von einem 15 bezw. 23 mm langen Scylliumembryo abgebildet. Der Interrenalkörper, der beim ersteren 2 mm lang und am Winkel, an welchem sich die Kardinalvenen zur Vena caudalis vereinigen, äusserst substanzarm ist, enthält zwölf primitive Keimzellen, die der Körperachse folgend in

[1]) The Germ-Cells. Zool. Jahrb. Bd. 16. 1902. Ferner Anat. Anz. Bd. 18, 1900 u. Bd. 21. 1902.

[2]) Es sei hervorgehoben, dass auch in dem als Vorniere bezeichneten Organ von Myxine glutinosa ähnliche Zellen gefunden wurden. Dieser Körper, welcher von Velden als Interrenalorgan gedeutet wird, besteht aus zahlreichen Kanälchen, die in eine solide Zellenmasse übergehen; dieselbe wurde als lymphoid gedeutet. Nach H. Joseph (Einiges über das Nierensystem von Myxine glutinosa. Verhandl. d. morphol. physiol. Gesellsch. zu Wien. Zentralbl. f. Physiol. Bd. 18, Nr. 24. 1905) handelt es sich aber um ein dauernd epitheliales Gebilde, welches seinem Bau nach in die Gruppe der Epithelkörperchen gehören soll. H. Joseph ist nicht abgeneigt, es mit der epithelialen Nebenniere zu homologisieren. Die sowohl im Kanälchenepithel, wie auch im Epithelkörper vorkommenden grossen, runden Zellen, die bei älteren Tieren zu verschwinden scheinen, während bei den jüngsten fast der ganze Epithelkörper aus ihnen zusammengesetzt ist, ähneln nach Joseph auffallend den embryonalen Urgeschlechtszellen im Keimepithel, mit denen sie auch hinsichtlich der Reifungsteilungen übereinstimmen. Joseph erwähnt noch, dass, wie bekannt, bei den Selachiern nicht bloss in der Genitalfalte, sondern auch an anderen Stellen des Cöloms und in den Urnierenkanälchen-Keimzellen auftreten, um später daselbst zu verschwinden.

unregelmässigen Abständen lagern. Der kaudale Anteil des Interrenalkörpers ist vom Cölomepithel bereits abgeschnürt. An der Übergangsstelle gegen den noch nicht abgetrennten Abschnitt des Organes (Tafelfig. 3) erscheint der Interrenalkörper in zwei Stücke, ein grösseres dorsales (J) und ein kleineres ventrales (i) geteilt.

Am 23 mm langen Embryo hat der Interrenalkörper eine Länge von fast 3 mm erreicht. Seine kaudale Hälfte liegt zwischen der Vena cardinalis und ziemlich weit von der Cölomwand abgedrängt, die kaudale zwischen der Aorta und der Vena caudalis. Der Körper ist vom Cölomepithel grösstenteils abgeschnürt; stellenweise spannen sich noch zwischen beiden Zellbrücken aus, die Bildungszellen des Interrenalkörpers zu enthalten scheinen. Die primitiven Keimzellen, deren zehn vorhanden sind, lagern teils central im Interrenalorgan, teils an der Peripherie desselben.

Im ausgebildeten Interrenalkörper fehlen die primitiven Keimzellen; es muss demnach angenommen werden, dass sie (wie dies für verlagerte Keimzellen allgemein angenommen wird), später zu grunde gehen. Ch. Minot[1]) giebt eine Erklärung dieser Bildungen, doch war ich vor der Lektüre seiner Deutung nicht schlechter orientiert als nach derselben.

Hinsichtlich der Form des primitiven Interrenalkörpers ist zu entscheiden, ob es sich um eine paarige oder eine unpaare, eine segmentierte oder unsegmentierte Anlage handelt. Das Vorkommen von mehreren hintereinander gelagerten Interrenalkörpern in beiden Körperhälften weist auf eine paarige und segmentierte Anlage hin, und Diamare hat, sich stützend auf eine Angabe von Wyhes, das paarige Auftreten von mehreren Interrenalkörpern auf die Persistenz von ursprünglichen Verhältnissen zurückgeführt. Auch Polls Untersuchungsergebnisse

[1]) Gegen das Gonotom. Anat. Anz. Bd. 9. 1894.

Fig. 1

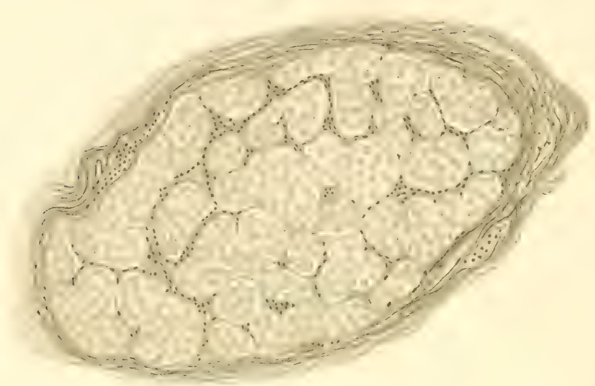
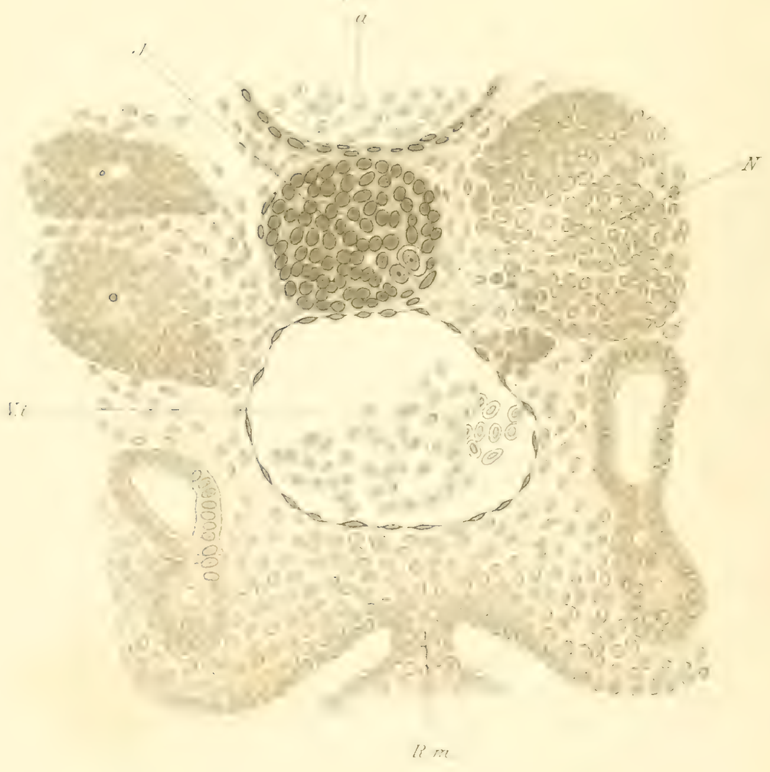


Fig. 4



Verlag v. J. F. Bergmann, Wiesbaden

Fig. 2.

a

J

v.c

ur

d

Fig. 5.

d

K

K

Fig. 3.

a

v.c.

v.c.

J.

i

R.m.

Lith. Univ.-Druckerei v. H. Stürtz, Würzburg

sprechen für eine paarige Anlage des Interrenalkörpers, dagegen hat weder dieser Autor noch C. Rabl eine Segmentierung des embryonalen Interrenalkörpers beobachtet.

Das Gespaltensein des unpaaren Interrenalkörpers an seinem kranialen Ende bei Galeus canis ist möglicherweise auf das Ausbleiben der Verwachsung von paarigen Anlagen zu beziehen, aber es könnte diese Form auch durch Rückbildungsprozesse hervorgerufen worden sein, zumal wir sehen, dass in dem anderen von Diamare abgebildeten Fall, betreffend Galeus canis, das rechte kraniale Ende des Interrenalkörpers seinerseits auch gegabelt ist.

Abgesehen von der Stelle, wo sich der Interrenalkörper vom Cölomepithel abschnürt, macht sich, wie Poll hervorhebt, der Rückbildungsprozess am vorderen Abschnitt des Interrenalkörpers bemerkbar. Reste des Verbindungsstückes mit dem Cölomepithel hat Poll noch bei älteren Embryonen von Spinax niger und Scyllium stellare beobachtet, und ich vermute, dass sie dem Körper gleichen, den ich auf Taf. 21/22, Fig. 3 i abgebildet habe. Es ist nicht ausgeschlossen, dass die von der Aorta und im Gekröse der fingerförmigen Drüse auftretenden accessorischen Nebennieren solchen Resten entsprechen. Es ist aber derzeit nicht möglich, eine verlässliche Angabe zu machen, denn accessorische Nebennieren können, wie die Anatomie der Säugetiere lehrt, auch durch Abschnürung vom Hauptorgan zustande kommen.

Man beobachtet bei den Säugern an der Oberfläche der Nebenniere accessorische Nebennieren in allen Stadien der Abschnürung. Für die im Plexus coeliacus steckenden accessorischen Nebennieren ist die Abstammung von der Nebenniere gleichfalls sehr wahrscheinlich, zumal gar nicht selten von der Rinde des Organs abzweigende Fortsätze in das Nervengeflecht hineinragen. Diese Fortsätze sitzen dem Mutterorgan bald mit langer Basis, bald gestielt auf, und die accessorischen Neben-

nieren des Geflechtes dürften vielfach Rindenfortsätzen entsprechen, die sich vollständig abgeschnürt haben. Auch die im Ligamentum latum und an der männlichen Geschlechtsdrüse vorkommenden accessorischen Nebennieren dürften gleicher Provenienz sein. Der Angabe O. Aichels, dass sie als Suprarenalkörper zu deuten seien, widerspricht schon ihr Bau und dann sind wir über die Entwickelung dieser Gebilde denn doch schon so weit orientiert, dass jedwede genetische Beziehung zwischen beiden ausgeschlossen ist.

Der Befund eines accessorischen, dem Interrenalkörper unmittelbar anliegenden Nebennierenstückes bei Torpedo marmorata ähnelt derart den bei Säugetieren der Nebenniere angeschlossenen accessorischen Nebennieren, dass die Annahme eines gleichen Entwickelungsganges bei beiden nicht ohne weiteres abzuweisen ist.

Das Vorkommen von accessorischen Nebennieren bei Torpedo marmorata ist wegen der Übereinstimmung mit Befunden bei höher organisierten Tieren bemerkenswert. Auch vom physiologischen Standpunkt ist der Befund zur Kenntnis zu nehmen; denn die experimentelle Physiologie, die zur Erforschung der Nebennierenfunktion auch die Selachier heranzieht, hat mit der Thatsache zu rechnen, dass z. B. bei Torpedo marmorata neben dem grossen, leicht auffindbaren Interrenalkörper kleinere und abseits liegende Organe des gleichen Baues vorkommen können. Die nach der Exstirpation des Interrenalkörpers bei Torpedo marmorata sich darbietenden Erscheinungen dürfen demnach nur dann auf den Ausfall der Nebenniere bezogen werden, wenn die nachträgliche mikroskopische Untersuchung das Fehlen von kleinen Interrenalkörpern und accessorischen Nebennieren ausser Zweifel stellen würde.

In dem vor der Aorta befindlichen subperitonealen Bindegewebe kommen ausser den beschriebenen accessorischen Nebennieren, nur viel seltener als diese, Körperchen anderer Art vor.

In dem von mir beobachteten Fall finden sich daselbst zwei übereinander gelagerte Körperchen, von welchen das eine etwa die Grösse eines Hirsekornes besass, während das andere noch kleiner war. Sie bestehen, wie Fig. 5 zeigt, aus Schläuchen, deren weite Lichtungen mit zylindrischem oder kubischem Epithel ausgekleidet sind. Die Schläuche werden durch gefässreiches Bindegewebe, dessen peripherer Anteil sich nicht zu einer deutlichen Kapsel entwickelt, zusammengehalten. Einer der Schläuche (d) ist cystisch dilatiert. Der Bau der Körperchen stimmt weder mit dem der ausgebildeten Niere noch mit dem der fingerförmigen Drüse überein, wohl aber glaube ich auf die Ähnlichkeit mit der embryonalen Niere hinweisen zu dürfen, so dass es sich sehr wahrscheinlich um abgeschnürte Teile der Urniere handelt. Ob sie zu den von C. Rabl beschriebenen, zurückgebildeten Anteilen der Urniere in Beziehung stehen oder nicht, kann ich nicht entscheiden.

Tafelerklärung.

Tafel 21/22.

Fig. 1. Torpedo marmorata. Durchschnitt durch eine accessorische Nebenniere. Vergr. 150fach.

Fig. 2. Scyllium canicula. 15 mm langer Embryo. Durchschnitt durch den Interrenalkörper hinter der Keimleiste. Vergr. 300fach. a. Aorta. d. Darm. I. Interrenalkörper, in demselben eine Keimzelle. ur. Urnierengang. v. c. Vena cardinalis.

Fig. 3. Objekt der Figur 2. Der Schnitt liegt 70 mm kaudal vom vorigen. Vergr. 300fach. a. Aorta. I. Interrenalkörper. i. Rest des Verbindungsstückes zwischen dem Interrenalkörper und dem Cölomepithel. R. m. Radix mesenterii. v. c. Vena carotinalis.

Fig. 4. Scyllium canicula. 23 mm langer Embryo. Durchschnitt durch den kaudalen Abschnitt des Interrenalkörpers. Vergr. 300fach. a. Aorta. I. Interrenalkörper, in demselben zwei Keimzellen. R. m. Radix mesenterii. N. Niere. V. i. Interrenalvene.

Fig. 5. Torpedo marmorata mit zwei vor der Aorta gelegenen Körperchen (K und K'). d. Cystisch erweiterter Schlauch. Vergr. 30fach.

Druckfehlerberichtigung zu:

Walther J. Otis, Die Morphogenese und Histogenese des Analhöckers nebst Beobachtungen über die Entwickelung des Sphincter ani externus beim Menschen. Heft 90 (30. Bd., H. 1.)

Man lese:	Seite 213	Zeile 6	von oben	des Urethralkanales statt der Urethralspalte.
	„ 215	„ 14	„ „	rechte statt letzte.
	„ 220	„ 16	„ unten	Kloakenplatte statt Kloakenspalte.
	„ 223	„ 4	„ „	Zellen der Platte selbst statt Zellen selbst.
	„ 226	„ 14	„ „	Entoderm statt Ektoderm.
	„ 232	„ 9	„ „	Schnitten statt Schritten.
	„ 237	„ 6	„ „	deswegen der Mangel statt wegen des Mangels.
Endlich ist:	„ 244	„ 2	„ „	der Beistrich vor, statt nach ist zu setzen und
	„ 258	„ 1	„ oben	ano-génitale statt urogénitale zu lesen.

I. anatomische Lehrkanzel in Wien.

ZUR
ENTWICKELUNGSGESCHICHTE
DER
ARTERIELLEN WUNDERNETZE.

VON

JULIUS TANDLER,

WIEN.

Mit 1 Textfigur und 8 Abbildungen auf den Tafeln 23/26.

In der 1898 erschienenen Arbeit: „Zur vergleichenden Anatomie der Kopfarterien bei den Mammalia" habe ich die bei verschiedenen Säugern im Gebiete der Arteria carotis interna vorkommenden Wundernetze beschrieben und das Auftreten derselben in der Phylogenese folgendermassen dargestellt: „Die Anlage des Wundernetzes lässt sich bei den verschiedenen Tieren vom einfachen Ramus anastomoticus bis zum ausgebildeten Wundernetze verfolgen. Bei Sciurus aureogaster und Arctomys finden wir einen Ramus anastomoticus, der aus dem Gebiete der Arteria maxillaris interna zum subduralen Abschnitte der Carotis interna führt. Beim Hunde findet man ebenfalls diesen Ramus anastomoticus einfach geschlängelt, bei der Zibethkatze haben diese Windungen zugenommen, wobei sich schon sekundäre Anastomosen zwischen den einzelnen Windungen ausbilden, bis schliesslich an die Stelle des einfachen Ramus anastomoticus ein dichtes Wundernetz tritt. Der letzte Abschnitt des subduralen Teiles der Carotis interna löst sich ebenfalls in ein dichtes Wundernetz auf."

Ich war demnach schon damals auf Grundlage der phylogenetischen Beobachtungen der Ansicht, dass die Bildung der Wundernetze ein sekundärer Vorgang sei, das heisst, dass die einzelnen Gefässe des Wundernetzes nicht durch die Persistenz primär vorgebildeter, also frühzeitig entstehender Capillaren zur Entwickelung kämen. Über die bei der Ontogenese der Wundernetze sich abspielenden Vorgänge konnte ich damals

mangels an Material keine erschöpfende Auskunft geben. Ich möchte nun im folgenden die Entwickelung des Wundernetzes der Arteria carotis interna des Schweines beschreiben und dabei zeigen, dass mein vor Jahren auf Grundlage von vergleichend-anatomischen Untersuchungen geschöpftes Urteil über den Bildungsmechanismus des Wundernetzes im Gebiete der Arteria carotis interna durch die in der Entwickelungsgeschichte gewonnenen Befunde bestätigt wird. Bevor ich nun darangehe, die Entwickelung des Wundernetzes beim Schweine an der Hand der einzelnen, mir zur Verfügung stehenden, embryonalen Stadien zu beschreiben, möchte ich eine Darstellung der Schädelarterien und des Wundernetzes am erwachsenen Tier vorausschicken, da die hier in Betracht kommenden Verhältnisse für das Verständnis der Ontogenese unbedingt notwendig sind. Ausserdem aber sind die in der mir bekannten Litteratur über diesen Gegenstand niedergelegten Beschreibungen teils mangelhaft, teils falsch, so dass hier eine Ergänzung respektive Richtigstellung unbedingt noth thut. Es rechtfertigt dieser Umstand, wie ich glaube, die nun folgende ziemlich genaue Beschreibung der hier in Frage kommenden Arterien.

Arteria carotis communis.

Die Arteria carotis communis teilt sich nach Abgabe der Art. thyreoidea superior hoch oben am Halse auf. Die Teilungsstelle selbst ist, entsprechend der starken Ausbildung des Unterkieferwinkels, fast vollkommen von diesem lateralwärts gedeckt. Die Aufteilung erfolgt meistens derart, dass der Stamm in zwei ungleich starke Äste zerfällt, von denen der stärkere nach vorne und innen zieht, Arteria carotis externa, während der schwächere in der Fortsetzung des Hauptstammes cranialwärts ziehend den kurzen Truncus communis der Art. carotis interna und der Art. occipitalis darstellt.

Manchmal entspringt auch die Occipitalarterie selbständig, so dass sich der Stamm an einer Stelle in drei Äste teilt (vgl. Fig. 1). Von der sonst als kandelaberartig beschriebenen Aufteilungsform ist beim Schwein nichts zu sehen.

Arteria carotis externa.

Die Arteria carotis externa zieht zunächst nach vorne oben, wird vom N. hypoglossus und dem M. biventer lateralwärts gekreuzt und entlässt die Art. lingualis nach vorne und unten, die Art. maxillaris externa nach vorne und oben. Die Carotis externa gelangt nun bis in die Höhe des Unterkieferköpfchens, wo sie medialwärts und vorwärts abbiegend zur Art. maxillaris interna wird. Vorher giebt sie noch einige schwächere Äste, A. auricularis posterior, A. temporalis superficialis, ab.

Die Arteria maxillaris interna kommt zwischen die beiden Musculi pterygoidei zu liegen und kreuzt daselbst den III. Ast des N. trigeminus an seiner lateralen Seite. Hier zweigt von der Arterie, an der lateralen Seite des M. pterygoideus int. nach oben ziehend, die Art. temporalis profunda, nach unten verlaufend die Art. alveolaris inferior ab.

Gerade dort, wo die Art. maxillaris interna den hinteren Rand des M. pterygoideus internus kreuzt, entlässt sie an ihrer inneren Circumferenz ein mächtiges Gefäss, welches sich, den hinteren Rand des M. pterygoideus internus umgreifend, an die mediale Fläche dieses Muskels begiebt und hier cranialwärts zieht. Dabei wird das Gefäss von hinten her vom III. Trigeminusast umgriffen, dem es cranialwärts folgt und zugleich medial und rostral von ihm liegt. Diese Arterie, Ramus anastomoticus, gelangt an der lateralen Seite der Tuba Eustachii vorüber an die knöcherne Schädelbasis und betritt das Cavum cerebrale durch einen kleinen, nach vorne und innen gerichteten Ausschnitt jenes grossen Knochendefektes an der Schädelbasis, dessen vorderer und lateraler Anteil dem Foramen

ovale entspricht. (Tafel 24 Fig. 8. R. a.) Der Ramus anastomoticus mündet hierauf in das basale Wundernetz.

Bemerkt sei noch, dass dieser Ramus anastomoticus einen Ast abgiebt, welcher lateral vom III. Trigeminusast die Schädelhöhle betritt und subdural als Art. meningea media weiterverläuft. Der Ast selbst scheint bezüglich seines Abganges sehr zu variieren.

Die Art. maxillaris interna zieht an der lateralen Seite des M. pterygoideus internus nach vorne weiter und entlässt an der Kreuzungsstelle mit dem N. buccolabialis die Art. buccolabialis und den Ramus orbitalis, welche erst später beschrieben werden sollen.

Der Stamm der Maxillaris interna biegt ein wenig nach aufwärts, erreicht den II. Ast des Trigeminus und zieht mit ihm als Art. infraorbitalis gesichtwärts. Die Art. buccolabialis verläuft als starkes Gefäss mit dem gleichnamigen Nerven zur Wange.

Der Ramus orbitalis gelangt in den hinteren Abschnitt der Orbita, indem er den N. abducens und den M. rectus lat. von aussen her umgreift. Am oberen Rand dieses Muskels angelangt, entlässt er die Art. lacrimalis, welche mit dem gleichnamigen Nerven nach vorne zieht. Der Hauptstamm des Ramus orbitalis biegt nun medialwärts und gelangt unter Abgabe einer Anzahl von Muskelarterien zwischen M. levator palpebrae und M. rectus superior hindurch in die mediale Hälfte der Orbita. Hier senkt sich das Gefäss gegen den Opticus, gleichzeitig nach hinten verlaufend. Am lateralen Kontur des N. opticus angelangt, teilt sich die Arterie folgendermassen auf: Nach vorne rechtwinkelig abbiegend entfernt sich ein ziemlich starker Gefässstamm, welcher dem Opticus peripherwärts folgend sich nach ganz kurzem Verlauf in ein Bündel feinerer untereinander paralleler Gefässe, Aa. ciliares, auflöst. Von der Aufteilungsstelle des Hauptstammes medialwärts ziehen einige kleinere Muskel-

arterien, während der Rest des Gefässstammes mit dem Opticus centralwärts verläuft. Dieses sofort in mehrere Äste zerfallende Gefäss umspinnt mit seinen einzelnen Ästen den N. opticus und zieht, hauptsächlich an der medialen Seite des Sehnerven stark entwickelt, mit diesem durch das Foramen opticum in die Schädelhöhle. Entweder unmittelbar vor dem Durchtritt oder knapp dahinter sammeln sich die einzelnen Äste zu einem Stamm, Art. ophthalmica, welcher dann in die Art. carotis cerebralis mündet. Die beiden Arteriae ophthalmicae sind knapp vor ihrem Ende durch eine kleine Queranastomose untereinander verbunden.

Arteria carotis interna.

Diese Arterie zieht als gut entwickeltes Gefäss mit dem N. sympathicus cranialwärts und entlässt nach kurzem Verlaufe einen nach hinten und oben gerichteten Ast, welcher mit dem Glossopharyngeus-Vagus verläuft und mit diesen Nerven zusammen in die Schädelhöhle gelangt. Man könnte diese Arterie analog der beim Menschen vorhandenen als Arteria meningea posterior bezeichnen. Unmittelbar oberhalb der Abgangsstelle dieses Gefässes entspringt aus der hinteren inneren Circumferenz der Arterie ein feines aber sehr resistentes fadenförmiges Gebilde, welches sich dem N. sympathicus eng anlagert und mit ihm cranialwärts verläuft, während der Stamm der Arterie ein wenig nach vorne gerichtet weiterzieht.

In einem Falle konnte ich den erwähnten Faden bei Lupenpräparation bis an das Wundernetz mit Injektions-Masse gefüllt nachweisen, in einem andern war nur der Anfang und das Ende gefüllt. Auch an noch ziemlich jungen injizierten Föten ist das Gefäss nur mit der Lupe auffindbar. Der Gefässfaden zieht mit dem N. caroticus sympathici der medialen Bullawand anliegend nach aufwärts, schiebt sich mit dem Nerven zwischen Bulla und Petrosum und gelangt damit in die für die Art. carotis interna

charakteristische Beziehung zur Cochlea. An der Schnecke nach vorne und innen umbiegend traversiert das Gefäss die Tuba auditiva und gelangt in den Sinus cavernosus, um hier an der lateralen Seite des Wundernetzes zu enden. Der hier beschriebene Gefässfaden ist das Rudiment des cranialen Anteiles der Art. carotis interna, während das an ihn angeschlossene Stück dieser Arterie, das ist vom Ursprung des Fadens proximalwärts bis zur Teilung der Carotis communis, den persistenten gut entwickelten Abschnitt der inneren Kopfschlagader darstellt. Die Fortsetzung dieses Gefässes zum Foramen lacerum cranialwärts vom Abgang des Fadens, scheinbar Carotis interna, kann demnach nicht dieses Gefäss sein, sondern ist ein Novum.

Diese Arterie, ich will sie Art. foraminis laceri nennen, zieht nach aufwärts und gelangt an die mediale Wand der Bulla, ein wenig medial und oral vom N. caroticus verlaufend und betritt in ein Wundernetz aufgelöst durch den beiläufig in der Frontalebene der Pyramidenspitze gelegenen Anteil des grossen basalen Knochendefektes die Schädelhöhle. (Tafel 24 Fig. 8. W.) Der extracraniale Anteil des Wundernetzes, welcher ohne deutliche Grenze in den intracranialen übergeht, beginnt an der medialen Bullawand und reicht lateralwärts bis an die Pyramidenspitze. Er liegt dabei medial und dorsal von der Tuba. Da lateral und ventral von der Tuba der schon beschriebene, aus der Art. maxillaris interna stammende Ramus anastomoticus zum Wundernetz zieht, so liegt die Tuba zwischen zwei Arterien, lateral R. anastomoticus, medial A. foraminis laceri.

Ich selbst habe genau so wie alle Autoren vor mir bei meiner seinerzeit gegebenen Beschreibung die Art. foraminis laceri für die Art. carotis interna gehalten, ein Irrtum, der aus der nahen Beziehung dieser Arterie zum N. caroticus und zur Pyramidenspitze erklärlich ist. Ich möchte hiermit diesen Fehler korrigiert haben.

Im Sinus cavernosus ist in den Verlauf der Carotis interna

Fig. 1.

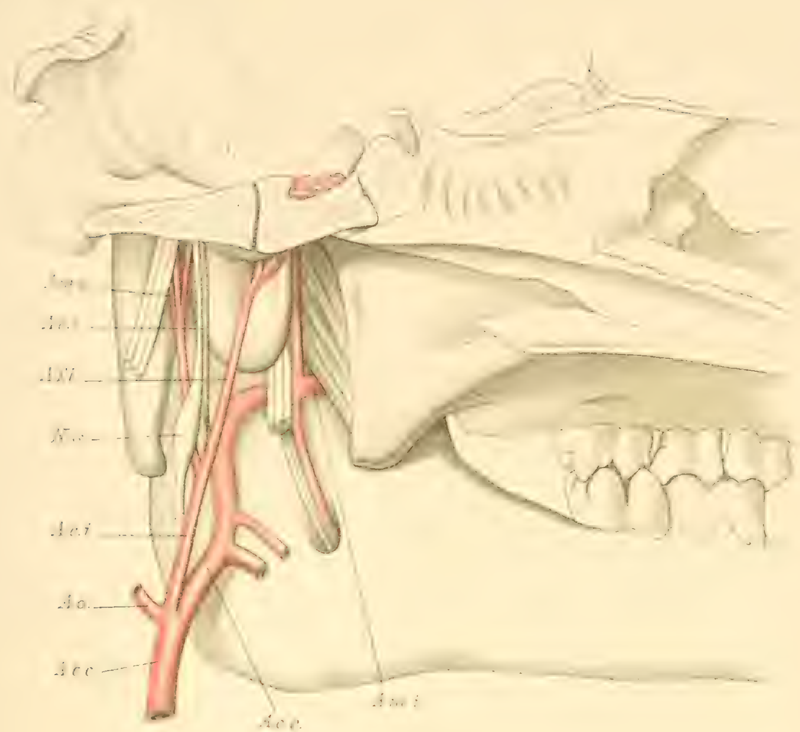
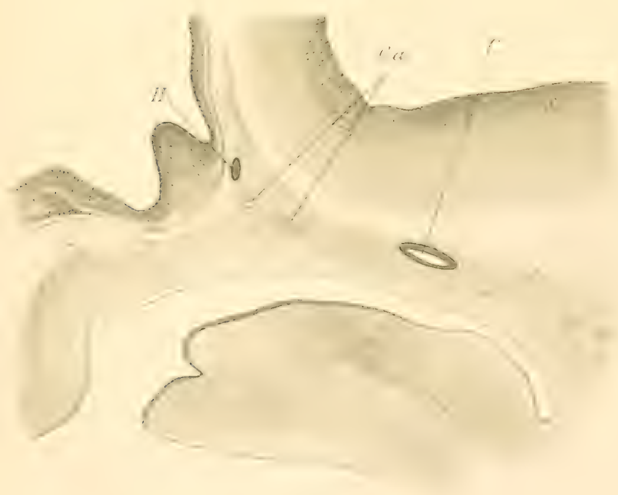


Fig. 2.



das Wundernetz sozusagen eingeschoben. Dieses soll erst später des genaueren beschrieben werden.

Aus dem Wundernetz entwickelt sich ein starker Gefässstamm, welcher die Decke des Sinus cavernosus durchbricht und als Arteria carotis cerebralis zum Gehirn zieht.

Sofort nach ihrem Eintritt in das Duralcavum entlässt die Arteria carotis die Art. ophthalmica, deren weiteres peripheres Verhalten schon beschrieben wurde. Hierauf teilt sie sich in zwei ziemlich gleichstarke Äste, Ramus anterior und posterior. Der Ram. anterior spaltet sich nach kurzem Verlauf in die Art. cerebri media und in die Art. cerebri anterior. Die beiden letzteren kommunizieren untereinander. Der Ramus posterior entlässt zunächst die Art. cerebri posterior und biegt hierauf medialwärts ab, um sich am vorderen Rande der Brücke mit dem der anderen Seite zur dünnen Arteria basilaris zu verbinden. Dieses Gefäss zieht caudalwärts und gewinnt hiebei an Kaliber, da es rechts und links je eine Arteria vertebralis aufnimmt. Seitwärts giebt es die Kleinhirn- und die Brückenarterien ab. Es ist selbstverständlich, dass der zwischen Carotisstamm und Art. cerebri posterior gelegene Anteil des Ramus posterior der Art. communicans post. des Menschen analog ist, ebenso dass das zwischen der Art. basilaris und der Abgangsstelle der Art. cerebri post. befindliche Stück in der letzteren Arterie beim Menschen enthalten ist. Das Bild des vollkommen geschlossenen Circulus arteriosus Willisii ist nur entsprechend dem veränderten Kaliber der einzelnen Teile ein verändertes, ohne dass die morphologische Wertigkeit der einzelnen Stücke dadurch geändert wird.

Die Arteria occipitalis, deren Ursprung schon früher beschrieben wurde, erreicht nach Abgabe einer Reihe von mächtigen Ästen den Processus transversarius atlantis, nimmt das obere Ende der schwachen Arteria vertebralis auf und gelangt durch einen in der Bogenwurzel des Atlas gelegenen Knochenkanal hindurch in die Schädelkapsel. Hier entwickelt

sich ein ganz kleines einfaches Wundernetz, aus welchem ein die Dura mater perforierendes Gefäss entsteht. Dieses vereinigt sich mit dem der entgegengesetzten Seite zur Art. basilaris. Es ist klar, dass das von der Vereinigungsstelle der Art. occipitalis und vertebralis bis zur Basilaris reichende Gefässstück als Art. vertebralis cerebralis bezeichnet werden muss.

Die Arteria vertebralis erschöpft sich schon am Halse und gelangt als kleines Gefäss am Atlas an, wo es sich, wie beschrieben, mit der Art. occipitalis vereinigt.

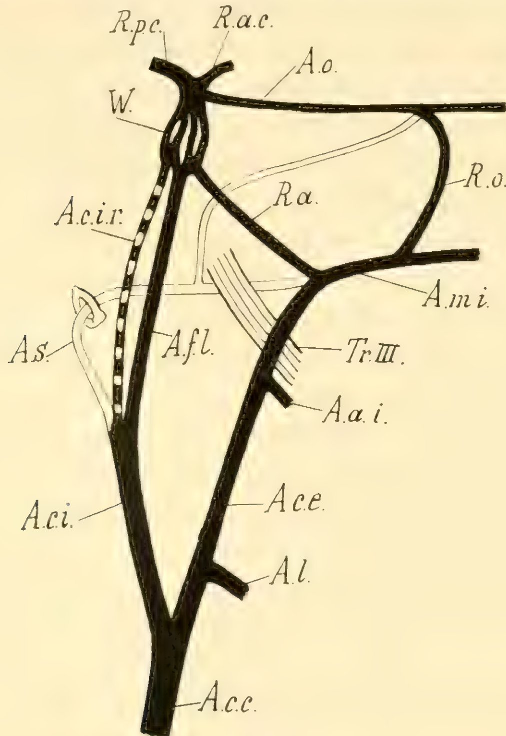
Das Verhalten der einzelnen Anteile des Carotidensystems illustriert die folgende Textfigur (S. 245). Das Schema ist nach den schon seinerzeit von mir gebrauchten Schemata angefertigt. Dabei ist auf das genauere Verhalten der Stücke der Art. stapedia nicht Rücksicht genommen. Dass der Anschluss der Art. carotis externa an den Ram. inf. der Art. stapedia vor dem III. Trigeminusaste erfolgt, lässt sich ohne weitere Untersuchung aus der Lage der Art. maxillaris interna zum Trigeminus folgern.

Wundernetz.

Das vom Ramus anastomoticus der Art. maxillaris int. und von der A. foraminis laceri gespeiste Wundernetz füllt den grossen Sinus cavernosus vollständig aus. Es ist kleinmaschig, und die einzelnen Stämme sind ziemlich gleichstark. Das Wundernetz beginnt, wie schon erwähnt, extracraniell und füllt bei seiner Passage durch die knöcherne Schädelbasis den ganzen mittleren Abschnitt des grossen basalen Knochendefektes vollständig aus. (Tafel 24 Fig. 8. W.) Die mediale Tubenwand wird von ihm fast vollkommen umgriffen.

Ebenso nimmt das die beiderseitigen Wundernetze miteinander vereinigende Stück den ganzen hinteren Anteil der geräumigen Sella turcica für sich in Anspruch. Der Nervus abducens zieht mitten durch das Rete mirabile. Um vollkommen über den Aufbau des Wundernetzes unterrichtet zu sein, wurde

ein solches möglichst frisch dem Schädel eines ca. 1 Jahr alten Schweines entnommen und in Formalin konserviert. Die Färbung



Textfigur 1.

Die vollausgezogenen schwarzen Linien bedeuten die persistenten Abschnitte der Carotiden, die Doppellinien repräsentieren die embryonal angelegten, aber nicht persistenten Gefässstücke, während die unterbrochene Linie den rudimentären Anteil der Carotis darstellt. A. a. i. Art. alveolaris inferior. A. c. c. Art. carotis communis. A. c. e. Art. carotis externa. A. c. i. Art. carotis interna. A. c. i. r. Art. carotis interna rudimentaria. A. f. l. Art. foraminis laceri. A. l. Art. lingualis. A. m. i. Art. maxillaris interna. A. o. Art. ophthalmica. A. s. Art. stapedia. R. a. Ramus anastomoticus der Art. maxillaris interna. R. a. c. Ramus anterior der Carotis cerebralis. R. o. Ramus orbitalis der Art. maxillaris interna. R. p. c. Ramus posterior der Carotis cerebralis. Tr. III. Dritter Ast des N. trigeminus. W. Wundernetz.

mit Hämatoxylin-Eosin, mit Orcein und nach van Gieson ergab nun folgenden Aufbau der Gefässwand:

Die vielen an einem Schnitt getroffenen Arterien zeigen

geringe Differenzen in ihrem Kaliber und in der Dicke ihrer Wand. Auffällig ist am Hämatoxylin-Eosin-Präparate vor allem die mächtige Tunica media, welche durch ihr tinktorielles Verhalten deutlich abgrenzbar ist. Während nämlich die locker gewebte Tunica adventitia leicht rosa gefärbt ist, erscheint die Media als ein tiefrot gefärbter, scharf begrenzter, breiter Reif. Die Kerne dieser Schichte sind dunkelblau gefärbt, länglich. Die Zellgrenzen sind deutlich sichtbar. Das Endothel der Tunica intima zeigt keinerlei Besonderheiten. Die Tunica adventitia, welche sich in ganz auffälliger Weise scharf gegen die Media abgrenzt, ist locker gewebt und besitzt an ihrer äusseren, dem Hohlraum des Sinus cavernosus zugekehrten Fläche einen Überzug von Endothelzellen.

Am van Gieson-Präparate ist die Media gelb gefärbt mit einem minimalen Stich ins Bräunliche. Auch hier ist das Verhalten der Kerne, sowie die deutliche Abgrenzbarkeit der Zellleiber stellenweise bemerkenswert. Vollkommen scharf aber grenzt sich die gelbe Media gegen die rote Adventitia ab.

Die Elastica interna ist, wie das Orceinpräparat zeigt, stark entwickelt. In der Media sieht man nur sehr wenige äusserst zarte, elastische Fasern, während die Elastica externa wieder aus groben Fasern besteht. Die Adventitia ist von einem weitmaschigen, feinfaserigen Netz elastischer Substanz durchsetzt.

Fasst man die hier erhobenen Befunde kurz zusammen, so ergiebt sich folgendes: Die Art. carotis interna des Schweines ist bis zum Abgang der Art. foraminis laceri wohlentwickelt, von da bis zum Wundernetz rudimentär. Sie liefert daher dem Gehirn direkt gar kein Blut. Das Wundernetz wird durch die Arteria foraminis laceri und ausserdem durch den Ramus anastomoticus der Art. maxillaris interna gespeist. Die erstere ist ein vollkommen neues Gefäss. Die Art. vertebralis ist sehr schwach, aber noch am Aufbau des Circulus arteriosus beteiligt. Dieser selbst ist vollkommen geschlossen.

Da ich seinerzeit die Litteratur über die Schädelarterien der Säuger so vollständig als möglich zusammengestellt habe, möchte ich hier nur, die unmittelbar auf die Carotis des Schweines bezügliche nach Möglichkeit berücksichtigen.

Der craniale Abschnitt der Carotis interna wird bei den verschiedenen Autoren entweder vollkommen übersehen, oder er wird mit der Art. foraminis laceri verwechselt. Nur so sind die Angaben der Autoren über den Verlauf der Art. carotis interna zu verstehen.

So sagt beispielsweise Rapp, dass die Art. carotis beim Schwein durch das Foramen lacerum in die Schädelhöhle gelangt. In den gebräuchlichen Lehr- und Handbüchern der Anatomie der Haustiere ist das Verhalten der Carotis mangelhaft oder falsch beschrieben. So sagt Leyh, dass die Carotis durch das For. lacerum ziehe wie beim Pferd, während Leisering und Müller nur berichten, dass die innere Kopfarterie ein Wundernetz bildet, aber nichts über den Verlauf dieses Gefässes mitteilen. Nach Müller gleicht die Art. carotis interna des Schweines der des Pferdes, nur bildet sie ein Wundernetz; ähnlich äussert sich Franck.

Auch in der jüngst erschienenen Anatomie der Haustiere von Struska ist das Verhalten der Arterie nicht richtig beschrieben. „Die innere Kopfarterie (Art. carotis interna) tritt durch die nasale Abteilung des gerissenen Loches (Foramen lacerum anterius) in die Schädelhöhle . . . . .“ Auch meine seinerzeit gegebene Beschreibung ist nicht vollkommen richtig, wie ich schon weiter oben richtig gestellt habe.

Ohne weiter auf die umfangreiche Litteratur über die Wundernetze einzugehen, möchte ich nur bemerken, dass gerade das an der Schädelbasis der Artiodactyla befindliche Rete mirabile schon von altersher bekannt ist und wohl zuerst von Galenus beschrieben wurde, der allerdings so von diesem Gebilde spricht, wie schon Rapp angibt, als ob sich dasselbe auch beim Menschen

fände. Galen sagt an der betreffenden Stelle: (cit. n. Rapp) „Plexus retiformis, complectens quidem in orbem et ipsam glandulam, pertingens autem retro longissime, toti enim propemodum cerebri basi plexus hic subjicitur."

Seither sind die an der Schädelbasis der verschiedenen Artiodactyla vorkommenden Wundernetze mehr oder minder genau beschrieben worden. Eine mikroskopische Untersuchung über den Aufbau des Wundernetzes ist mir in der vorliegenden Litteratur nicht bekannt.

Auf die Entwickelung des Wundernetzes übergehend, möchte ich folgendes bemerken. Das jüngste hier beschriebene Stadium gehört einem 11 mm langen Schweineembryo an. Es war überflüssig, noch jüngere Stadien zu beschreiben, da noch in diesem Stadium eine vollkommen glattwandige einheitliche Art. carotis interna, also keine Spur einer Wundernetzbildung vorliegt. Das älteste Stadium, das noch beschrieben wird, gehört einem Schweinefötus von 85 mm Kopflänge an. Hier sind die Verhältnisse schon so weit ausgebildet, dass sich kaum mehr ein nennenswerter Fortschritt in der Wundernetzbildung erwarten lässt. Einen Teil des hier verwendeten Materiales verdanke ich der Liebenswürdigkeit der Herrn Prof. Hammar und Keibel; hierfür danke ich den beiden Herren hiemit bestens.

Schweineembryo 11 mm gr. L.

Die Arteria carotis cerebralis zieht als ein ziemlich mächtiges Gefäss cranialwärts und erreicht das Gehirn in der Region der Hypophysis. Da von der knorpeligen Schädelbasis noch keine Andeutung vorhanden ist, lässt sich die Stelle, an der sich später das Wundernetz entwickelt, nur approximativ aus der Lagebeziehung der Arterie zur Hypophysis und den Augennerven bestimmen. Das im allgemeinen dünnwandige Gefäss unterscheidet sich bezüglich seiner Wand gerade an der hier in Betracht kommenden Stelle durch gar nichts von der Gefäss-

wand im gesamten Verlaufe der Art. carotis cerebralis. Es ist demnach keine Spur einer Wundernetzbildung nachweisbar.

Schweineembryo 16 mm gr. L.

Da in diesem Stadium die erste Verdichtung des mesodermalen Gewebes an der Schädelbasis sichtbar wird, ist die hier in Betracht kommende Stelle der Art. carotis cerebralis genauer charakterisiert. Man sieht am Horizontalschnitt die Art. carotis cerebralis nach der Traversierung der ersten Schlundspalte medialwärts und vorwärts ziehend bis an die Hypophyse gelangen. Die Lichtung des Gefässes ist weit, die Wand etwas dicker als im früheren Stadium, dabei lebhaft rot gefärbt. An 2—3 Stellen sieht man an der sonst glatten Wand nach aussen gerichtete kleine Vortreibungen, welche wohl wie Abgangsstellen von Capillaren aussehen, deren Fortsetzung aber distalwärts nicht verfolgbar ist. Das die Arterie umgebende Mesoderm ist gleichmässig dicht und zeigt keinerlei färberische Unterschiede.

Schweineembryo 16 mm gr. L. 25 Tage alt.

Verfolgt man die Arteria carotis cerebralis nach Abgabe der in diesem Stadium mächtig entwickelten Art. stapedia cranialwärts, so sieht man, wie die Arterie sich rostral- und medialwärts wendet und dabei in das der Schädelbasis entsprechende verdichtete Mesoderm zu liegen kommt. Die der Chorda benachbarte Partie des Mesoderms ist am dichtesten und lockert sich allmählich und gleichmässig nach beiden Seiten auf. In dieser lichteren Zone gelegen traversiert die Carotis die Tuba und gelangt an die Seite der Hypophyse, einen nach vorne aussen offenen Winkel bildend. Hierbei ist sie durch eine ziemlich breite Mesodermzone von der V. cardinalis anterior geschieden, welche als mächtiges Gefäss der medialen Seite des Trigeminusganglion anliegt. Während bis an diese Stelle die

Carotiswand sich so verhielt wie die eines gleichweit entwickelten Säugerembryo, an dem es niemals zur Entwickelung eines basalen Wundernetzes kommt, ändert sich gerade an der winkeligen Knickung der Carotis der Charakter der Wand ziemlich plötzlich. Die schon an dem anderen 16 mm langen Embryo erwähnten Vorbuchtungen der Wand sind viel zahlreicher geworden. Ausserdem gelingt es an manchen Stellen diese in Form solcher Ausbuchtungen entspringenden Capillaren kurze Strecken distalwärts zu verfolgen.

An anderen Stellen wieder laufen diese Ausstülpungen der Gefässwand sich rasch verjüngend in solide Spitzen aus, welche sich noch ein Stück weit in das benachbarte Mesoderm hinein verfolgen lassen. Sie charakterisieren sich dadurch, dass sie lebhaft Eosin annehmen. Oberhalb der Umbiegungsstelle nimmt die Gefässwand wieder ein ganz normales Aussehen an und beginnt sich an das Gehirn aufzuteilen. In diesem Stadium sind demnach die ersten Andeutungen von Gefässsprossen aus der Carotiswand nachweisbar.

Schweineembryo 18 mm gr. L.

Die Carotis cerebralis dieses Embryo verhält sich, was ihren Verlauf und ihre Topik anlangt, genau so wie die des vorher beschriebenen. Eine Veränderung zeigt nur das die Umbiegungsstelle der Carotis umgebende Mesoderm insoferne, als es vielleicht noch etwas stärker aufgelichtet erscheint. Dabei geht aber diese lichtere Zone ohne deutliche Grenze in das dichtere Mesoderm der Schädelbasis über. Die sich zuspitzenden Vortreibungen der Gefässwand haben sich kaum verändert.

Die Lage der Carotis an dem sagittal geschnittenen Embryo ist aus Fig. 2 ersichtlich. Fig. 3 giebt die Carotis an demselben Schnitt bei stärkerer Vergrösserung wieder.

Schweineembryo 19 mm gr. L.

Die Differenzierung des Mesoderms ist in diesem Stadium schon so weit gediehen, dass die Konturen einzelner Skelettstücke deutlich erkennbar werden. Die Wirbelsäule ist bereits gegliedert und besteht aus Vorknorpel. Der Stapes ist schon angelegt, der Meckelsche Knorpel ziemlich scharf begrenzt. Der mittlere Anteil der Schädelbasis besteht aus stark verdichtetem Mesoderm, das sich lateralwärts schon ziemlich gut abgrenzt.

Die Art. carotis cerebralis zieht nach Abgabe der den Stapes perforierenden Art. stapedia über die Tuba hinweg nach vorne und innen und gelangt an die Seite der vorhin erwähnten median gelagerten Verdichtungszone des Mesoderms, wo sie in unmittelbarer Nachbarschaft der Hypophyse wieder nach vorne und aussen abbiegt. Hierbei wird sie auch vom N. abducens gekreuzt. Sie liegt dabei in dem schon beschriebenen lichteren, kernarmen Mesodermlager durch eine sehr breite Mesodermschichte von der V. cardinalis ant. geschieden. An der Umbiegungsstelle selbst zeigt die Gefässwand eine Reihe von Veränderungen gegenüber den früheren Stadien. Die Arterienwand ist verhältnismässig dick, mit Eosin lebhaft rot gefärbt. Die Zellkerne stehen durchschnittlich in zwei Reihen, die Zellleiber sind spindelförmig. Die Kerne der inneren Reihe springen gegen das Gefässlumen deutlich vor. Die in früheren Stadien beschriebenen Ausbuchtungen haben an Zahl und Weite sehr zugenommen. Einzelne derselben lassen sich eine Strecke weit distalwärts verfolgen, haben dabei eine dem Hauptgefäss ähnliche, nur etwas zartere, meistens aus einer Zellreihe aufgebaute Wand und teilen sich unvermittelt in zwei Äste auf. Die Äste selbst verlieren wohl fast sofort nach der Teilung ihr Lumen und laufen spitz zu, lassen sich aber nichtsdestoweniger als stark rot gefärbte fadenförmige Gebilde weit distalwärts verfolgen. Die fadenartigen Gefässsprossen selbst teilen sich vielfach nach

kürzerem oder längerem Verlauf neuerdings, wobei es oft den Anschein hat als ob gerade an der Teilungsstelle ein spaltförmiges Lumen vorhanden wäre. An einzelnen Stellen treten zweifelsohne diese soliden Sprossen, hervorgegangen aus verschiedenen Stellen der Carotiswand untereinander in direkte Verbindung, so dass ein in seinen Elementen wohl noch spärliches aber doch schon deutlich nachweisbares Netz entsteht.

An manchen Stellen der Carotiswand entwickeln sich die Gefässsprossen solid, wenigstens ist auch an ihrem Abgang kein Lumen nachweisbar. Stellenweise hat es auch den Anschein als ob in geraumer Entfernung von der Carotis mitten im lichtgefärbten Mesoderm solche fadenartige Gefässanlagen auftauchen würden, deren ausgezogenes spitzes Ende proximalwärts zeigt. Ob hier wirklich kein Zusammenhang mit einem aus dem Muttergefäss stammenden Gefässspross existiert, wage ich nicht zu entscheiden, der Nachweis eines solchen Zusammenhanges ist mir vielfach nicht gelungen.

Die in Fig. 4 Taf. 24 gegebene Abbildung zeigt das Ver halten der Art. carotis gerade an der Umbiegungsstelle am Horizontalschnitt. Jenseits der eben beschriebenen Stelle zeigt die Carotis cerebralis wieder normale Verhältnisse.

Wir finden demnach in diesem Stadium eine Zunahme der Gefässsprossen der Zahl und der Grösse nach. Die einzelnen Äste der Sprossen sind untereinander verbunden und damit hat die Ausbildung von Nebenbahnen zum Carotisstamm begonnen.

Schweineembryo 20 mm gr. L.

Die Schädelbasis dieses Embryo besteht bereits aus Vorknorpel. Dementsprechend erhält der früher unscharf begrenzte Mesodermpfropf, in welchem die ersten Gefässsprossen der Art. carotis liegen, deutliche Grenzen. Er füllt den grossen Defekt zwischen Ohrkapsel, basalem Anteil des Occipitale und Keilbein-

körper vollkommen aus. Unscharf grenzt er sich gegen das Cavum orbitale und ferner caudalwärts gegen das die Pharynxkuppe umgebende Bindegewebe ab. Da die Hypophyse nur einen kleinen Anteil der in ihren Dimensionen jetzt deutlich erkennbaren Sella turcica ausfüllt, wird auch die restliche Partie dieser Grube von diesem Bindegewebspfropf in Anspruch genommen, so dass diese beiderseitigen ringsum sonst gut begrenzten Mesodermanhäufungen hier untereinander verbunden sind.

Die Mesodermpfröpfe charakterisieren sich hauptsächlich durch die Tatsache, dass sie nur wenig Farbe annehmen, vor allem aber kein Eosin, so dass schon durch diesen Umstand die für Eosin sehr empfindlichen Gefässsprossen auf dem ungefärbten, oder mit einem diffusen leichten Hämatoxylinton versehenen Hintergrund deutlich hervorspringen. Das hier angesammelte embryonale Bindegewebe hat beiläufig den Typus jenes Gewebes, welches sich als Grundlage für die Entwickelung der Meningen am embryonalen Gehirn findet, nur sind die einzelnen Elemente viel dichter angeordnet.

Die Gefässsprossen der Carotis interna haben an Zahl und Grösse bedeutsam zugenommen und lassen sich jetzt schon ein Stück weit caudalwärts von der knorpeligen Schädelbasis verfolgen. Gerade diese caudalen Gefässanlagen zeichnen sich durch ihr verhältnismässig grösseres Lumen aus. Einzelne Gefässmaschen kann man noch ein gutes Stück nach abwärts verfolgen, über die Zone des Mesodermpfropfes hinaus längs der dorsalen Pharynxwand. Wie der Vergleich mit späteren Stadien ergiebt, handelt es sich hier um die Bildung der Art. foraminis laceri.

Die Carotis selbst hat sich nicht verändert, ihr Lumen ist weit, ihre Wand relativ dünn.

In dem eben beschriebenen Stadium findet man daher die deutliche Abgrenzung des Mesodermpfropfes, den Fortschritt in

der Lumenbildung der Gefässsprossen und weiters die erste Anlage der Art. foraminis laceri.

Schweineembryo 23 mm gr. L. Kopf-Länge 10 mm 30 Tage alt.

Die Veränderung an der Art. carotis cerebralis und an ihren Ästen ist eine so minimale gegenüber dem früheren Stadium, dass von einer detaillierten Beschreibung Umgang genommen werden kann. Nur das Verhalten der Vena cardinalis anterior an der Stelle, wo sie medial vom Trigeminusganglion liegt, zur Carotis, soll hier beschrieben werden, da es für die spätere Ausbildung des Sinus cavernosus von Bedeutung ist.

In den bisher beschriebenen Stadien war die Carotiskrümmung zur Seite der Hypophyse immer durch eine breite Mesodermzone von der glattwandigen astlosen Vena cardinalis ant. geschieden. Zwischen Vene und Arterie zog mitten durch das embryonale Bindegewebe der N. abducens. In diesem Stadium ist nun insoferne eine Änderung eingetreten, als die Vene zweifellos der Arterie näher liegt als vorher, so dass die eingeschobene Bindegewebspartie viel schmäler erscheint. Ob diese Annäherung einer lateralen Verschiebung der Arterie, oder einer medialen Erweiterung der Vene oder beiden Umständen zuzuschreiben ist, möchte ich dahin gestellt sein lassen. Ausser dieser Annäherung ist aber noch eine Veränderung zu verzeichnen. Die mediale Venenwand ist vielfach ausgebuchtet und man sieht deutlich eine Reihe von Ästen in den Bindegewebspfropf hineinziehen, so dass dieser nun nicht nur arteriell, sondern auch venös vaskularisiert wird. Die Venenlumina, welche allerdings noch sehr sporadisch sind, sind durch ihre relative Weite leicht von den arteriellen Sprossen zu unterscheiden, ein Unterschied, der noch betont wird durch die Differenz in der Wanddicke.

In diesem Stadium beginnt nach dem oben Gesagten die

Umbildung des medial von dem Ganglion trigemini gelegenen Stückes der V. cardinalis anterior zum Sinus cavernosus.

Schweineembryo 24 mm gr L. 12 mm K.-L

Der Fortschritt in der Entwickelung des Wundernetzes gegenüber dem früheren Stadium lässt sich kurz folgendermassen darstellen: Die Sprossenbildung ist eine ganz bedeutende geworden. Die einzelnen Gefässsprossen zeigen vielfache Anastomosen. Stellenweise sind Lumina deutlich nachweisbar. Im allgemeinen hat es den Anschein, als ob die Lumenbildung im caudalen Anteil des Netzwerkes weiter fortgeschritten sei als im cranialen. Die Lumina lassen sich als erste Anlage der Art. foraminis laceri noch weiter nach unten verfolgen als früher.

Die einzelnen Gefässsprossen sind lang ausgezogen und vielfach verästelt.

Schweineembryo, 19 mm Kopflänge.

Die einzelnen Anteile der Primordialcraniums sind vollkommen entwickelt und scharf begrenzt. Verfolgt man die Horizontalserie in cranio-caudaler Richtung, so sieht man zwischen Hypophyse und Ganglion trigemini wieder den beschriebenen Mesodermpfropf. Nur der laterale Abschnitt des Areales wird von einer mässig grossen Vene eingenommen, welche sich nach vorne in die Orbita verfolgen lässt und eine Reihe von ziemlich mächtigen Ästen medialwärts entlässt.

Unterhalb der Hypophyse hängen die beiderseitigen Bindegewebspfröpfe untereinander zusammen, nach allen anderen Seiten aber sind sie, sowohl gegen den Knorpel als auch gegen das übrige Bindegewebe an der Schädelbasis scharf abgegrenzt. Der Bindegewebspfropf besteht aus stark verästelten, sternförmigen protoplasmaarmen Mesodermzellen. Die Zellen nehmen fast gar kein Eosin an und stehen in mässigen Abständen der-

art, dass das durch die Aneinanderlagerung der feinen Fortsätze entstehende Netz ziemlich weitmaschig ist. Mitten durch das Mesoderm zieht wieder der N. abducens.

Die Art. carotis ist im oberen Bereiche des Mesodermpfropfes dünnwandig und mittelweit. Die Gefässsprossen sind äusserst zahlreich vielfach verästelt und untereinander anastomosierend. Sie heben sich wieder durch ihre Farbe deutlich ab. Ein gerade noch das untere Ende der Hypophyse treffender Schnitt ist in Fig. 5 Tafel 25 wiedergegeben. Dort wo die Basis der Sella turcica am Schnitt erscheint, wird der bis dahin unpaare Bindegewebspfropf in eine linke und in eine rechte Hälfte zerlegt. Jede derselben erhält nun eine beiläufig dreieckige Gestalt, nach innen durch das Corpus ossis sphenoidalis, nach aussen durch die Cochlea und nach vorne durch die Tuba begrenzt.

In dieser Höhe werden die Gefässsprossen auffällig mächtiger, ihr Lumen bedeutend grösser. Die Wand der einzelnen Äste wird dicker.

Die bisher als einheitliches Lumen verfolgbare Carotis teilt sich nun plötzlich folgendermassen auf. Nach aussen und hinten zieht ein mit auffällig dicken Wänden versehenes Gefäss, dessen Lumen sehr eng ist. Die Arterie zieht über die Cochlea und repräsentiert die eigentliche Fortsetzung der Art. carotis interna, welche sich in diesem Stadium schon zurückzubilden begonnen hat. Der restliche Abschnitt des ursprünglich einheitlichen Gefässstammes zerfällt in mehrere weite Lumina, welche eine grosse Anzahl von Ästen abgeben und durch diese selbst wieder untereinander in direkter Kommunikation stehen.

Die Gefässsprossen sind hier überall sehr weit. Verfolgt man die Serie noch weiter caudalwärts, so verschmelzen einzelne der grossen Lumina direkt untereinander, ihre Zahl verringert sich dementsprechend immer mehr und mehr; so bleiben am unteren Ende des Bindegewebspfropfes nur mehr zwei bis drei Stämme, die sich schliesslich auch noch in einem Hauptstamm

vereinigen. Dieser lässt sich längs des Pharynx bis in die dünne Art. carotis interna, welche an der Stelle der Einmündung dieses Gefässes plötzlich an Lumen gewinnt, verfolgen. Die Arterie selbst ist natürlich die schon in früheren Stadien in ihren ersten Anfängen vorhanden gewesene, jetzt vollkommen ausgebildete Art. foraminis laceri.

Ich habe versucht, einzelne Schnitte dieses Embryo mit Orcein auf elastisches Gewebe zu färben, bekam aber an den bisher gebildeten Gefässen keine charakteristische Reaktion.

In diesem Stadium ist die Gefässneubildung eine besonders lebhafte. Die caudalen Anteile des Gefässnetzes zeigen eine weiter fortgeschrittene Lumenbildung als die cranialen. Die Art. carotis interna wird rudimentär, die Art. foraminis laceri ist vollkommen entwickelt.

Schweineembryo 33 mm Kopflänge.

Der Bindegewebspfropf hat sich in diesem Stadium noch mehr aufgehellt. Die Abstände zwischen den einzelnen Zellen sind noch grösser geworden, das Ganze macht den Eindruck von Gallertgewebe und hat grosse Ähnlichkeit mit Wharton'scher Sulze. Die Vena cardinalis anterior liegt noch näher an der Hypophyse und ihre Äste dringen bereits tief in den Bindegewebspfropf ein, so dass man diesen vielfach von Venenlumina durchsetzt sieht.

Im cranialen Anteile des Wundernetzes ist die Art. carotis interna als ein weites relativ dünnwandiges Gefäss nachweisbar. Die Gefässsprossen sind bereits zu so mächtigen Arterien ausgewachsen, dass es weiter unten, wo die Carotis kleiner wird, schwer ist den Querschnitt dieser Arterie von dem der übrigen Gefässe des Wundernetzes zu unterscheiden. Die Lumina des Wundernetzes werden caudalwärts immer grösser. Zwischen den einzelnen Arterienquerschnitten sieht man noch überall neue teils lumenlose, teils mit feinem Lumen versehene Gefässsprossen.

Die beiden Wundernetze hängen unter der Hypophyse miteinander zusammen, der in Fig. 6 Tafel 25 wiedergegebene Schnitt illustriert dieses Verhalten. Verfolgt man den Stamm der Carotis in der Serie caudalwärts, so sieht man sie plötzlich lateralwärts abbiegen und gegen die Cochlea ziehen. Dabei wird sie so klein, dass ihr Lumen stellenweise kaum mehr auffindbar ist. Ein Vergleich ihres Durchmessers mit dem der Art. foraminis laceri, an demselben Schnitt gemessen, gibt folgendes Resultat. Die Art. foranimis laceri hat an dem Schnitt einen grössten Durchmesser von 140 μ, die Carotis einen von 15 μ. Caudal vom Abgang der Art. carotis werden die einzelnen Gefässe des Wundernetzes grösser und weniger zahlreich, schliesslich vereinigen sie sich zur mächtigen Art. foraminis ovalis.

Um das Verhalten der elastischen Substanz in den Gefässwänden des Wundernetzes zu studieren, wurden mehrere Schnitte mit Orcein gefärbt. Hierbei liess sich folgender Befund erheben. In der Wand der grösseren Arterien des Wundernetzes sieht man unmittelbar unter dem Endothel gelagert feine dunkelgefärbte Linien, welche die mit Orcein gefärbten ersten Anlagen der elastischen Fasern der Elastica interna darstellen. An den kleineren Arterien ist noch keine Orceinreaktion nachweisbar.

Bei demselben Embryo findet man an der Art. maxillaris interna eine sehr gut entwickelte Elastica interna und eine deutliche Schichtung der ganzen Gefässwand. Aber auch an den Ästen der Art. maxillaris interna, welche ein gleichgrosses Lumen haben, wie die Arterien des Wundernetzes lässt sich eine stärkere Entwickelung der elastischen Fasern konstatieren.

In Berücksichtigung der eben gegebenen Beschreibung lässt sich folgendes zusammenfassend sagen: Die Neubildung von Gefässen durch neue Gefässsprossen beginnt zu sistieren. Die vorhandenen Gefässe haben sich bedeutsam vergrössert. Auch hier sind die grösseren Lumina im caudalen Anteil des Wundernetzes zu sehen. Die Art. carotis interna ist schon weit zurück-

Fig. 3.

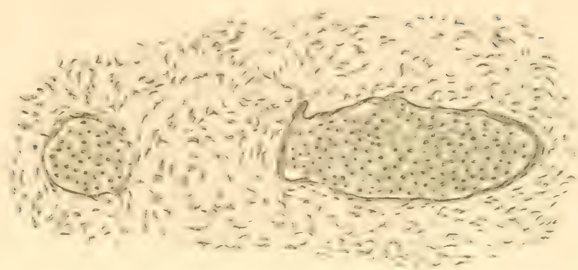


Fig. 4.



Fig. 8.

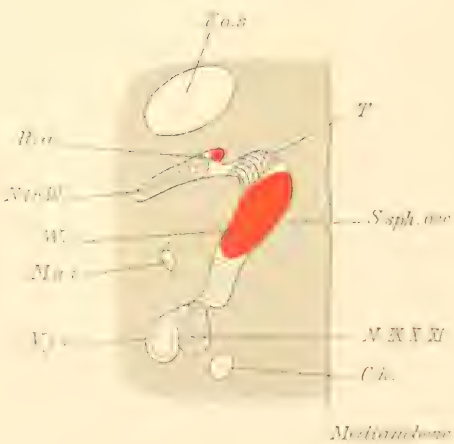


Fig. 5.

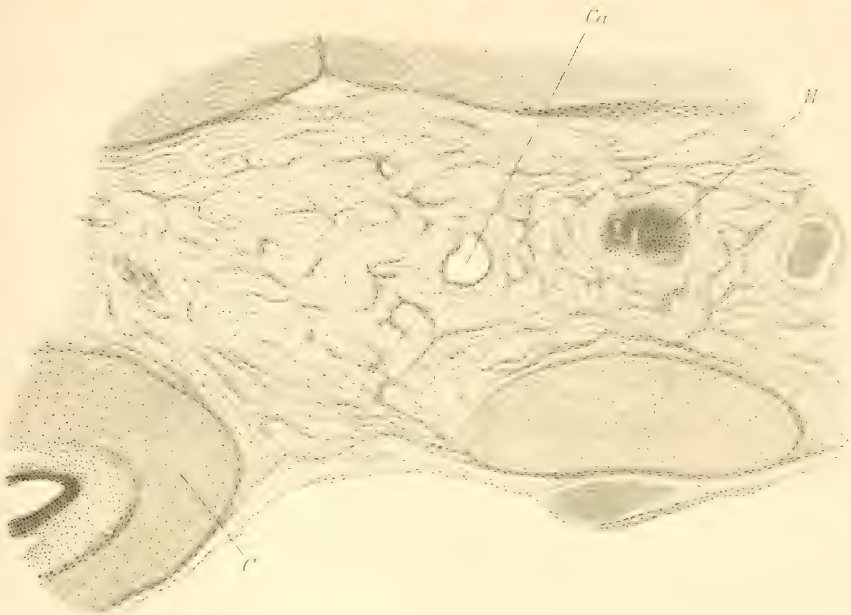


Fig. 6.

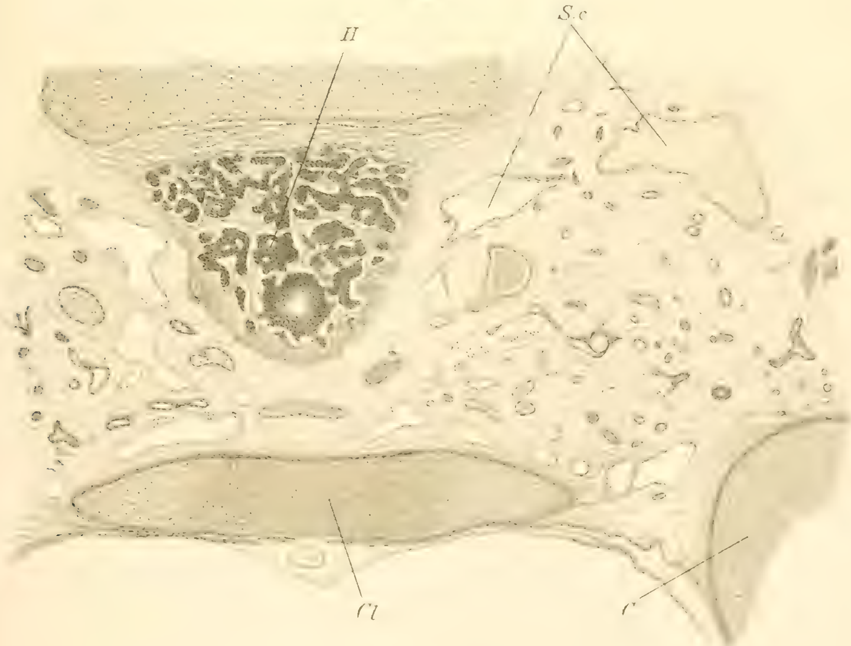


Fig. 7.



Kgl. Univers.-Druckerei v. H. Stürtz, Würzburg. W. Schäfer.

gebildet, während die Art. foraminis laceri ein mächtiges Gefäss darstellt. Die Ausbildung des Sinus cavernosus hat ebenfalls Fortschritte gemacht. Beim Vergleich der einzelnen Gefässe sieht man, dass das Auftreten von elastischem Gewebe im Bereich des Wundernetzes etwas gegen das in anderen Gefässbezirken retardiert erscheint.

Schweineembryo 85 mm Kopflänge.

Die Schädelbasis ist in weitem Umfang verknöchert. Der Sinus cavernosus ist gross, der Bindegewebspfropf dementsprechend vollständig geschwunden. Die einzelnen Gefässe des Wundernetzes liegen demgemäss nicht mehr im Bindegewebe, sondern frei im Raume des Sinus cavernosus, allseitig von einer Endothelschicht umkleidet. Der N. abducens zieht frei durch das Geflecht hindurch.

Die einzelnen Arterien des Wundernetzes sind wohl in ihrem Kaliber ein wenig different, sind aber nach Bau der Wand zu urteilen ziemlich gleichmässig entwickelt.

Gefässsprossen fehlen vollständig. Die Gefässwände sind verhältnismässig dick, haben, wie die Orceinfärbung zeigt, eine sehr gut entwickelte Tunica elastica interna, und einzelne kleine Fasern als Elastica externa. In der Adventitia zeigen sich einzelne ganz feine elastische Fasern. Der Stamm der Carotis ist im Wundernetz selbst nicht mehr nachweisbar. Über die Cochlea sieht man ein fast ganz obliteriertes Gefäss hinwegziehen, den Rest der Art. carotis interna. Eine grössere Anzahl von Ästen des Wundernetzes sammelt sich plötzlich in einem mächtigen Gefässstamm, welcher die Decke des Sinus cavernosus durchbricht und gehirnwärts zieht, Carotis cerebralis. Der caudale Anteil des Wundernetzes reicht über das Niveau der Schädelbasis abwärts und sammelt sich ziemlich unvermittelt zur Art. foraminis laceri. Auch die mit dem III. Trigeminusast verlaufende, aus der Art. maxillaris entspringende Arterie ist als

starkes Gefäss, welches sich in das Geflecht ergiesst, nachweisbar. Das Verhalten der Arterien des Wundernetzes zum Sinus cavernosus ist an dem in Fig. 7 Tafel 26 wiedergegebenen Schnitt ersichtlich. In diesem Stadium ist es demnach durch Rarefikation des Mesodermpfropfs zur vollständigen Ausbildung des Sinus cavernosus gekommen. Im übrigen gleichen die Verhältnisse schon sehr denen am Erwachsenen.

Da die Entwickelung der Art. vertebralis in den einzelnen Stadien nicht separat beschrieben wurde, möchte ich nur bezüglich des Verhaltens des cranialen Anteiles dieser Arterie hier in Kürze folgendes erwähnen.

Die Art. vertebralis cerebralis, welche zeitlich nach dem Ram. posterior der Art. carotis interna auftritt, wird zunächst sehr stark und ist eine Zeit lang gut entwickelt. Erst sekundär bildet sie sich wieder zurück, resp. bleibt sie im Wachstum zurück, so dass allmählich die beim erwachsenen Schwein beschriebenen Verhältnisse zu stande kommen.

Zusammenfassung.

Wenn man nun die in den einzelnen Stadien erhobenen Befunde zusammenfasst, so lässt sich der Vorgang der Wundernetzbildung folgendermassen darstellen.

Aus der ursprünglich einheitlichen Art. carotis interna entwickeln sich an einer gegebenen Stelle Gefässsprossen, welche innerhalb kurzer Zeit an Zahl und Grösse bedeutend zunehmen. Diese aus der Wand der Carotis hervortreibenden Sprossen teilen sich auf und treten untereinander in Verbindung. Gleichzeitig schreitet die Lumenbildung in den einzelnen Gefäss-

sprossen peripheriewärts fort. So wird durch das Auftreten immer neuer Sprossen, welche untereinander anastomosieren, ein immer reicher und reicher werdendes Gefässnetz gebildet, dessen einzelne Elemente in ihrem Kaliber allmählich wachsen, bis endlich das fertige Wundernetz vorliegt.

Der ganze Vorgang der Gefässbildung spielt sich dabei an einer nicht nur topographisch, sondern auch histologisch genau umschreibbaren Stelle der Schädelbasis ab. Topographisch ist die Stelle charakterisiert durch das Verhalten der Art. carotis zur Hypophyse und zur V. cardinalis anterior. Das topische Verhältnis wird natürlich durch die Ausbildung des Primordialkraniums noch deutlicher insofern markiert, als der die Carotis umgebende Mesodermpfropf sich damit auch in seiner Textur gegenüber der Nachbarschaft scharf abgrenzt.

In dem sich so allseitig abgrenzenden Bindegewebspfropf, der in seinem Gefüge an die Whartonsche Sulze erinnert, spielt sich der ganze Vorgang der arteriellen Gefässsprossung ab. Ausserdem aber kommt es in den späteren Stadien zur Rarefikation dieses Bindegewebspfropfes dadurch, dass sich sozusagen auf seine Kosten der Sinus cavernosus bildet.

Beim Schwein bleibt nämlich das medial vom Ganglion Gasseri gelegene Stück der Vena cardinalis anterior kontinuierlich persistent.

Wenigstens konnte ich es in allen von mir untersuchten Stadien nachweisen. Dieses Venenstück wandelt sich nun derart in den Sinus cavernosus um, dass es an seiner medialen Wand immer mehr und mehr Äste medialwärts gegen den Bindegewebspfropf vortreibt, so dass die Beziehungen des venösen Raumes zu den Arterien des Wundernetzes durch Schwund des Bindegewebes immer intimere werden, bis schliesslich das ganze Wundernetz dem Sinus cavernosus incorporiert ist. Sehr gut lässt sich der Vorgang durch das Verhalten des N. abducens

zur Venenbahn illustrieren. Dieser Nerv liegt ursprünglich mitten im Mesodermpfropf; allmählich rücken ihm die Venenlumina näher, treten auch an seiner medialen Seite auf, bis endlich der Nerv frei durch den Sinus zieht.

Das ursprünglich in die Gefässbahn der Art. carotis interna eingeschaltete Wundernetz verliert durch die später eintretende Obliteration dieser Arterie diesen Zufluss. Es entwickelt sich nun ein neuer Zufuhrsweg in Form der Art. foraminis laceri, deren Entstehung bei der Stadienbeschreibung schon dargetan wurde. Hierzu kommt noch der aus der Art. maxillaris interna stammende mit dem III. Trigeminusaste verlaufende Gefässstamm, welcher das Wundernetz ebenfalls mit Blut versorgt.

Die Gefässsprossen wurden im allgemeinen so beschrieben, als ob sie ausnahmslos aus der Wand der Art. carotis interna entstünden. Ich will damit nicht leugnen, dass auch für die Bildung des Wundernetzes jene Möglichkeit in der Entwickelung von neuen Gefässen, die unlängst H. Fuchs betont hat, ausgeschlossen sei, dass sich nämlich auch hier Kapillaren auf Grundlage von gefässbildenden Zellen, „cellules vasoformatives“ Ranvier spontan, das heisst ohne primären Zusammenhang mit dem Hauptgefäss, entwickeln können. Stellenweise schienen sich tatsächlich die sich mir darbietenden Bilder mit denen von Fuchs zu decken, doch möchte ich hier auf diese interessante und prinzipiell wichtige Frage nicht weiter eingehen, da sie für die Lösung des Problems, wie ein Wundernetz entsteht, nicht von einschneidender Bedeutung ist.

Vorwurf dieser Arbeit war die Entwickelung des Wundernetzes zu studieren und zu entscheiden, ob die einzelnen Gefässabschnitte desselben persistente Anteile eines schon längst vorhandenen Kapillarnetzes darstellen, also primäre Gebilde sind, oder ob sie sich erst relativ spät als ein Novum, also sekundär entwickeln. Ich glaube nun, dass die hier publizierten Befunde mit Sicherheit feststellen, dass die einzelnen Anteile des Wunder-

netzes an der Schädelbasis des Schweines sich um ein ursprünglich einheitliches Gefäss anlegen, grösstenteils aus der Wand dieses Gefässes hervorsprossen und daher nicht als persistente Abschnitte eines früher angelegten Kapillarnetzes aufgefasst werden können.

Es ist demnach die Wundernetzbildung zumindest an der Schädelbasis des Schweines ein sekundärer Vorgang.

Ich muss auf diesen Umstand um so mehr Gewicht legen, als Erik Müller die an den Extremitäten verschiedener Säuger vorkommenden Wundernetze als in anderer Weise entstanden ansieht. Da sich dementsprechend eine Reihe von Differenzen in unseren Ansichten ergeben, so möchte ich des Genaueren auf die hier in Betracht kommende Arbeit Müllers eingehen.

In seinen Beiträgen zur Morphologie des Gefässsystems II., die Armarterien der Säugetiere, unterscheidet Müller zwei Arten von Wundernetzen, „nämlich 1. die einfachen, wo das ganze Arterienrohr in ein Netz aufgelöst ist; sie repräsentieren einen beibehaltenen embryonalen Zustand, 2. die hüllenförmigen Wundernetze, welche eine central gelegene Arterie in zusammenhängender Schicht umgeben. Sie repräsentieren eine spezielle Differenzierung“.

Die Einteilung der Wundernetze in einfache und in hüllenförmige mag für die Deskription eine genügende sein, für die Ontogenese kann sie aber keinesfalls als eine durchgreifende angesehen werden.

Ohne auf die Frage, ob denn wirklich aus den Kapillarnetzen an den embryonalen Extremitäten die Geflechte direkt hervorgehen, ein Vorgang, der bisher von niemandem beobachtet wurde, näher einzugehen, möchte ich bemerken, dass sich beim Wundernetz des Schweines der von Müller vorausgesetzte Zusammenhang zwischen der Entwickelung des einfachen und des hüllenförmigen Wundernetzes nicht konstatieren lässt. Nach

Müller kommt es durch Entwickelung in einer speziellen Richtung zur starken Entfaltung eines centralen Gefässes im ursprünglichen Netze und damit zur Bildung eines hüllenförmigen Wundernetzes. Bei dem hier beschriebenen Vorgang der Wundernetzbildung ist das gerade umgekehrt, um das vorhandene centrale Gefäss resp. aus ihm bildet sich das hüllenförmige Wundernetz, welches sozusagen durch Consumption des ursprünglichen Gefässes schliesslich zu einem einfachen wird. Dabei hängt dieser Vorgang keinesfalls mit der Obliteration des Carotisstammes zusammen, denn das im Sinus cavernosus gelegene Stück dieser Arterie obliteriert nicht; wenigstens konnte ich nie ein Rudiment dieses Gefässstückes nachweisen.

Mit all dem ist natürlich noch nicht gesagt, dass die von Müller angenommene Entstehungsart der Wundernetze für die Armwundernetze nicht zurecht bestehen könne, nur gegen die bedingungslose Annahme dieser Vorstellung, vor allem aber gegen die Verallgemeinerung derselben muss ich mich aussprechen.

Wenn auch in der Arbeit Müllers ein direkter Hinweis auf eine solche Verallgemeinerung fehlt, so sind doch einzelne Sätze danach angetan, den Anschein einer solchen zu erwecken. So schreibt Müller z. B.: „Die vergleichende Anatomie der Säugetiere lehrt, dass die Bahn, welche den Blutstrom zu den besonderen Gefässgebieten des Körpers führt, in drei Formen auftreten kann: 1. als Netz, 2. als strahliger Wedel und 3. als einfaches Rohr. Von diesen repräsentiert das Netz die Urform, aus der die beiden übrigen als Anpassung an die hydrodynamischen Kräfte entstanden sind“.

In der Meinung, dass es sich in den Ausführungen Müllers um allgemeine, also prinzipielle Entwickelungsformen handelt, die das Gefässsystem, natürlich das arterielle, als ganzes betreffen, wird der Leser, wie ich glaube, noch durch die beigebrachten Citate aus den Arbeiten von K. E. v. Baer bestärkt. Wenn

Müller den Satz von Baer „Das Geflecht ist die ursprüngliche Form der Blutbahn" citiert, so kann dies doch nur im Sinne der Verallgemeinerung verstanden werden. Auch in Bezug auf die Entwickelung der Wundernetze im speziellen beruft sich Müller auf die Ausführungen von Baer, wobei einzelne der citierten Sätze schon deshalb nicht vollkommen einwandsfrei sind, weil sie schon Baer so bringt, dass man sie, wie ich glaube, mit Recht vor allem auf die Entwickelung der Venennetze, vielleicht auf die der Arterien- und Venennetze beziehen muss, keinesfalls aber auf die Entstehung der arteriellen Wundernetze allein beziehen kann.

Inwieweit nun gar die Entwickelung der Venennetze sich mit derjenigen der arteriellen analogisieren lässt, kann ja heute noch gar nicht beurteilt werden, da uns über die Entwickelung der ersteren gar nichts, über die der letzteren eigentlich nur das in dieser Arbeit niedergelegte Tatsachenmaterial bekannt ist. Womöglich aber noch weniger wissen wir vorderhand über die auslössenden Ursachen der Wundernetzbildung. Über diesen Mangel unseres Wissens hilft uns auch nicht die Argumentation Baers hinweg, welcher sich darüber folgendermassen äussert: „Je selbständiger, individueller ein Teil ist, um desto bestimmter löst sich ein gesonderter Blutstrom für ihn von einem allgemeinen, je geringer aber die Individualität, um so mehr folgt das Blut einer ihm im allgemeinen innewohnenden Neigung, sich in netzförmige Geflechte zu verteilen."

Wo die innewohnenden Neigungen beginnen, hört meistens die morphologische Erkenntnis auf.

Figurenerklärung.

Fig. 1. Verhalten der Art. carotis. Medianschnitt durch den Schädel eines jungen Schweines, Präparation von innen. A. c. c. Art. carotis communis. A. c. e. Art. carotis externa. A. c. i. Art. carotis interna. A. f. l. Art. foraminis laceri. A. m. i. Art. maxillaris interna. A. m. p. Art. meningea posterior. N. s. Nervus sympathicus.

Fig. 2. Sagittalschnitt durch einen Schweineembryo von 18 mm grösste Länge. Vergrösserung 20 : 1. C. Cochlea. Ca. Carotis cerebralis. H. Hypophysis.

Fig. 3. Das die Carotis enthaltende Stück des früheren Bildes bei stärkerer Vergrösserung. Vergrösserung 160 : 1.

Fig. 4. Horizontalschnitt durch die Umbiegungsstelle der rechten Carotis interna zur Seite der Hypophyse. Schweineembryo 18 mm grösste Länge. Laterale Wand des Gefässes mit Sprossenbildung. Vergrösserung 150 : 1.

Fig. 5. Horizontalschnitt durch die Schädelbasis eines Schweineembryo von 19 mm Kopflänge. Es ist gerade das kaudale Ende der Hypophyse angeschnitten. Dargestellt ist die linke Seite. Vergrösserung 70 : 1. C. Cochlea. Ca. Carotis cerebralis. H. Hypophysis.

Fig. 6. Horizontalschnitt durch die Schädelbasis eines Schweineembryo von 33 mm Kopflänge. Dargestellt ist hauptsächlich die rechte Seite. Vergrösserung 30 : 1. C. Cochlea. Cl. Clivus. H. Hypophysis. S. c. Sinus cavernosus in Ausbildung begriffen.

Fig. 7. Horizontalschnitt durch die Schädelbasis eines Schweineembryo von 85 mm Kopflänge. Es ist nur der rechte Sinus cavernosus wiedergegeben. Vergrösserung 35 : 1. C. Cochlea. N. a. N. abducens. S. c. Sinus cavernosus.

Fig. 8. Schema des Knochendefektes an der Schädelbasis eines Schweines. Von oben gesehen, linke Schädelhälfte. C. h. Canalis n. hypoglossi. F. o. s. Fissura orbitalis sup. M. Medianebene. M. a. i. Meatus auditorius int. N. IX., X. und XI. Austrittsstelle des Glossopharyngeus, Vagus, Accessorius. N. tr. III. Austrittsstelle des III. Trigeminusastes. R. a. Eintrittsstelle des Ramus anastom. der Art. maxillaris int. S. sph. occ. Sutura sphaeno-occipitalis. T. Durchtrittsstelle der Tuba auditiva. V. j. i. Austrittsstelle der Vena jugularis interna. W. Eintrittsstelle des Wundernetzes. Der zwischen der Durchtrittsstelle des Wundernetzes und der der Vagusgruppe gelegene Anteil des Knochendefektes, quer schraffiert, ist bindegewebig verschlossen.

Litteratur-Verzeichnis.

1. v. Baer, K. E., Über das Gefässsystem des Braunfisches. Verh. d. Kais. Leopold.-Carol. Akad. Bd. IX. 1835.
2. Franck, L., Handbuch der Anatomie der Haustiere. III. Auflage. Von Paul Martin.
3. Fuchs, H., Zur Entwickelungsgeschichte des Wirbeltierauges. Anat. Hefte. Bd. 28.
4. Leisering und Müller, Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haussäugetiere. VI. Auflage.
5. Leyh, F., Handbuch der Anatomie der Haustiere.
6. Müller, F., Lehrbuch der Anatomie der Haussäugetiere. III. Aufl.
7. Müller, E., Beiträge zur Morphologie des Gefässsystems. II. Die Armarterien der Säugetiere. Anat. Hefte. Bd. 27.
8. Struska, J., Lehrbuch der Anatomie der Haustiere. Wien 1903.
9. Tandler, J., Zur vergleichenden Anatomie der Kopfarterien bei den Mammalia. Denkschrift der Kaiserl. Akad. d. Wissenschaften in Wien. Bd. LXVII.
10. — Zur Entwickelungsgeschichte der arteriellen Wundernetze. Verh. d. Anat. Gesellsch. in Genf. 1905.
11. — Zur Entwickelungsgeschichte der Kopfarterien bei den Mammalia. Morph. Jahrb. XXX.

Aus dem I. anatomischen Institut der Wiener Universität.

UNTERSUCHUNGEN

über die

MORPHOLOGIE UND FASERUNG

des

REPTILIENGEHIRNS.

MIT UNTERSTÜTZUNG DER KAISERLICHEN AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN

von

LUDWIG UNGER,
WIEN.

MIT EINEM VORWORTE VON Prof. E. ZUCKERKANDL.

I.

DAS VORDERHIRN DES GECKO.

Mit 9 Figuren im Text und 31 Figuren auf den Tafeln 27/38.

Die einleitenden Zeilen, welche ich auf Wunsch Dr. Ungers seiner Schrift über das Gehirn des Gecko vorausschicke, sollen den Stand präzisieren, auf dem die Lehre von den Mantelkommissuren angelangt ist. Erfreuliches ist da nicht zu berichten, denn trotz vielfacher Bemühungen ist die vom phylogenetischen Standpunkt überaus wichtige Frage nach den zwischen den Kommissurensystemen der niederen Vertebraten und der Säuger bestehenden Beziehungen bisher nicht gelöst worden, ja die Bescheidenheit nötigt zu dem Geständnis, dass wir selbst über die Homologie der dorsalen Kommissur bei den Aplacentaliern noch im unklaren sind. Hinsichtlich der Commissura pallii anterior des Reptiliengehirns (Com. dorsalis, Com. hippocampi, Com. fornicis) wird einerseits behauptet, dass sie nebst Hippocampusfasern auch Bündel aus anderen Mantelbezirken als das Ammonshorn enthalte, andererseits die Meinung verfochten, dass die vordere Palliumkommissur allein oder gemeinsam mit der Commissura pallii posterior ausschliesslich der Verbindung der Ammonshörner vorstehe. Die gleiche Diskussion besteht seit längerer Zeit über die dorsale Gehirnkommissur der aplacentalen Säuger.

Nach der Annahme mancher Autoren ist die dorsale Kommissur nur aus Hippocampusfasern zusammengesetzt und entspricht also dem Psalterium der placentalen Säuger. Andere Forscher haben in der bezeichneten Kommissur neben Hippocampusfasern auch Palliumfasern angetroffen und sind aus diesem Grunde gegen eine strenge Scheidung zwischen Balken- und Psalteriumfasern. In der That strahlen sowohl bei placentalen

wie bei aplacentalen Säugern grosse Mengen von Fasern, die aus der lateralen Hemisphärenwand stammen, in den Alveus des ventralen Ammonshornes ein und desgleichen nimmt das Muldenblatt des dorsalen Ammonshornes aus den über diesem gelagerten Rande Fasern auf. Ob die Palliumfasern der bezeichneten Provenienz in der dorsalen Kommissur verbleiben, zum Fornix longus und zur Columna fornicis verlaufen oder in allen diesen Bahnen sich verteilen, ist allerdings eine offene Frage; aber die Tatsache, dass Palliumfasern in den Alveus eindringen, steht fest, und die mit vielem Nachdruck propagierte Behauptung, dass bei den Aplacentaliern keine Palliumfasern in die dorsale Kommissur eintreten, erhebt sich nicht über das Niveau einer unbewiesenen Annahme. Es wurde auch die Ansicht ausgesprochen, dass die mächtige Entwickelung des Ammonshornes das Vorkommen von Balkenfasern in der dorsalen Kommissur hemme. Auch diese Angabe ist falsch, denn wir sehen am Gehirn der Fledermaus, dessen dorsale Kommissur Balken- und Hippocampusfasern untereinander gemengt enthält, selbst an der Stelle, wo das Ammonshorn eine beträchtliche Grösse besitzt, Mantelfasern in die Kommissur eintreten; sehr deutlich ist dies an embryonalen Gehirnen solcher Tiere zu erkennen.

Für die Reptilien hat Osborn die vordere und die hintere Palliumkommissur mit dem Balken identifiziert; dem wurde mehrfach widersprochen, und man zog es vor, die genannten Kommissuren mit dem Psalterium zu homologisieren. Nur Ramon y Cajal und B. Haller sind zu anderen Ergebnissen gelangt; ersterer bezeichnet die C. pallii anterior direkt als Balken, letzterer sieht in den Fasern der Kommissur, welche aus dem frontolateralen Mantelgebiet abstammen, den Beginn einer Balkenbildung.

Als Endstelle der Palliumkommissur in der Rinde wird die mediodorsale Platte Edingers angenommen; allerdings erfährt diese mit grosser Bestimmtheit aufgestellte Behauptung

eine Abschwächung durch die Angabe, dass die Fasern der C. pallii anterior im Marklager der Hemisphäre nicht weit zu ziehen scheinen und dass ein Irrtum nicht ausgeschlossen sei, da an gleicher Stelle viele andere Fasern herabziehen (Edinger). Man neigt ferner der Ansicht zu, dass der kleinzellige Abschnitt der mediodorsalen Rindenplatte der Fascia dentata, der grosszellige der Ammonsrinde sensu strictiori entspreche. Die Richtigkeit dieser Annahme soll durch die Topik der Platte selbst, sowie durch ihre Beziehung zur C. pallii anterior und zum Fornix bewiesen sein. Eine andere Ansicht vertritt v. Kupffer. Er homologisiert nach Untersuchungen an Anguis fragilis die mediodorsale Rindenplatte mit dem Subiculum, den hinteren Anteil des Septum (Eminentia medialis K.) mit der Ammonsrinde, einen Zellwulst am ventralen Ende der letzteren (Corpus mediale K., Ganglion septi beim Frosch nach Gaupp u. a.) mit der Fascia dentata. Das Corpus mediale gehört gleich einem anderen Zellwulst, wie auch v. Kupffer angiebt, dem Septum an, von dem es durch die Strahlung der C. pallii anterior abgegliedert ist. Damit allein ist gesagt, dass die Homologisierung der Eminentia medialis mit dem Hippocampus nicht richtig ist, denn septale Anteile der Hemisphäre haben mit der Ammonsrinde nichts gemein. Diese liegt dorsal vom Septum. Der Versuch, septale Anteile mit dem Ammonshorn zu homologisieren, ist schon von Rabl-Rückhardt unternommen worden. In der That besteht der Form nach eine gewisse Übereinstimmung, die aber doch nur durch eine äussere Ähnlichkeit vorgetäuscht wird und ich meine, dass bei Anguis fragilis, nicht anders wie bei den übrigen Reptilien, die Hippocampusformation durch die mediodorsale Rindenplatte (Subiculum n. v. Kupffer) dargestellt ist.

Ich homologisiere die bei allen Reptilien zwischen der äusseren Molecularschicht und der Commissura pallii anterior eingeschobene, die letztere deckende und vom Septum abstammende Platte, durch welche der Fasciculus cortico-parol-

factorius verläuft mit dem mittleren Anteil der Indusium griscum corporis calloci am Säugetiergehirn. Damit ist ein Hinweis gegeben, dass: 1. der F. cortico-parolfactorius dem im mittleren Abschnitt des Indusium enthaltenen Faserzug des Cingulum, und 2. die anschliessende Rinde der Hemisphäre der Fascia dentata am Säugetiergehirn entspricht.

Hinsichtlich der Frage über das Ausstrahlungsgebiet der Palliumkommissuren und des Gewölbes in der Rinde hat die Untersuchung Ungers folgendes ergeben: In den vorderen Anteilen der Hemisphären treten in das Marklager der Hemisphaere Fasern aus der Commissura pallii anterior, dem Fornix und der Commissura anterior (R. connectens lobi olfactorii nach Edinger) ein. Diese Fasern gehören vielleicht nicht, wie Edinger meint, zur vorderen Kommissur, sondern vielmehr zum Fornix (Elliot Smith); für letztere Ansicht würde ihr Verlauf durch das Septum sprechen. Die Bündel des Marklagers verlaufen teils zur mediodorsalen Rindenplatte, teils greifen sie, ähnlich wie dies Ramon y Cajal für die Eidechse angegeben hat, über das Gebiet dieser Platte lateralwärts hinaus. Die Bündel dieser letzteren Gruppe schieben sich zwischen dem Epithel der Seitenkammer und der ventralen Rindenplatte Ungers ein und entlassen Fasern, welche zwischen den Häufchen dieser Platte durchziehen und sich in die Fasermasse der dorsalen Rindenplatte begeben. Im hinteren Abschnitt des Marklagers, wo man vorwiegend auf die Radiation des Fornix stösst, greifen die Bahnen in ähnlicher Weise wie vorne über die Ammonsrinde hinaus. Eine weitere Differenzierung der aus dem Marklager austretenden Bahnen war nicht möglich, so dass über die Beziehungen der einzelnen Fasersysteme des Marklagers zu den verschiedenen Abteilungen der Rinde keine Angabe gemacht werden kann. An den von Levi (Fig. 6) und Elliot Smith (Fig. 10) gegebenen Abbildungen überschreitet die Commissura pallii anterior das Gebiet der mediodorsalen Rinden

platte allerdings nicht, aber so faserarme Strahlungen, wie sie diese Autoren darstellen, kommen an unseren Objekten überhaupt nicht vor.

Die hier gegebene Schilderung entspricht den tatsächlichen Befunden an Objekten mit Markscheidenfärbung; eine Unterscheidung der Fasersysteme im Marklager ist an Weigert-Präparaten nicht möglich und die Autoren, welche auf Grundlage von Untersuchungen an solchen Objekten behaupten, dass die Commissura pallii anterior sowie das Gewölbe auf die mediodorsale Rindenplatte beschränkt bleiben, haben den Beweis für die Richtigkeit ihrer Angabe erst zu erbringen; sie haben zu beweisen, dass die jenseits der Ammonsrinde ver laufenden Fasernetze keine Elemente der vorderen Palliumkommissur und des Fornix enthalten. So lange dies nicht geschehen, hat man es mit unbewiesenen Behauptungen, nicht aber mit der Darlegung der wirklichen Verhältnisse zu thun. Zur Rechtfertigung dieser Kritik sei noch bemerkt, dass, wenn die bekämpften Angaben richtig wären, der von der dorsalen Platte eingenommene grosse Rindenbezirk keine Kommissurenfasern besässe. Die Mantelkommissuren sollen ausschliesslich Hippocampusfasern führen, die Commissura anterior wieder soll sich nur bis an die lateroventrale Grenze des Striatum erstrecken (Edinger). Die Rinde von dieser Stelle an bis hinauf zur dorsalen Platte würde demnach keine kommissurale Verknüpfung besitzen, was bei der kräftigen Entwickelung der Mantelkommissuren bei den Reptilien im allgemeinen fast gar keine Wahrscheinlichkeit für sich hat.

Unsere Kenntnisse über das Kommissurensystem lassen demnach noch manches zu wünschen übrig, und es dürfte sich der Versuch empfehlen, mittelst der Degenerationsmethode den Verlauf der bezeichneten Bahnen zu erforschen, die zum mindesten für das Gehirn der aplacentalen Säuger Erfolg verspricht.

E. Zuckerkandl.

Einleitung.

Der Anlass zu den Untersuchungen, über die ich im folgenden berichte, ist in dem dieser Abhandlung vorangestellten Vorworte angeführt. Hinzufügen will ich nur noch, dass dieselben älteren Datums sind und eine weitere Anregung durch die im Jahre 1896 zur Veröffentlichung gelangten „Neuen Studien über das Vorderhirn der Reptilien" von Edinger erfuhren, in welchen dieser Autor auf Grund eines grossen, mit modernen Methoden bearbeiteten Untersuchungsmateriales eine zusammenhängende und vortreffliche Schilderung über den morphologischen Aufbau des Vorderhirns dieser Tierklasse gebracht und darin eine Reihe wichtiger prinzipieller Fragen in viel präziserer Fassung beantwortet hat, als dies in seiner ersten Publikation über den gleichen Gegenstand im Jahre 1888 geschehen ist.

Ich beginne die Veröffentlichung meiner Untersuchungsergebnisse mit der Beschreibung des Gehirns einer Reptilienart, des Gecko (Platydactylus und Ptyodactylus), deren Vorderhirn bisher noch nicht Gegenstand der Untersuchung gewesen ist und welches, wie schon die äussere Betrachtung vermuten liess, einen eigenartigen Typus aufweist. Die mikroskopische Untersuchung hat diese Vermutung bestätigt. Denn es hat sich gezeigt, dass das Vorderhirn des Gecko, bei aller Ähnlichkeit, mit der es sich in den allgemeinen morphologischen Rahmen des Reptiliengehirns einfügt, nichtsdestoweniger wesentliche Abweichungen von dem letzteren erkennen lässt.

Die Mittel zu meinen Untersuchungen lieferte, neben den Hilfsmitteln des I. anatomischen Institutes, die kaiserliche Aka-

demie der Wissenschaften in Wien, deren munifizente Subvention es mir ermöglichte, eine grössere Anzahl ausländischer Reptilien zu erwerben und zu verarbeiten. Selbstverständlich mussten die Arbeiten, wie dies die Art derselben mit sich bringt, eine Reihe von Jahren in Anspruch nehmen. Ich habe während dieser Zeit die Gehirne einer grossen Anzahl einheimischer und fremdländischer Reptilienarten untersucht und es befinden sich darunter mehrere, die bisher noch nicht untersucht worden sind. Meine Arbeiten liegen heute abgeschlossen vor und ich kann nunmehr daran gehen, dieselben der Öffentlichkeit zu übergeben. Bei diesem Anlasse sei es mir gestattet, dem Vorstande des Institutes, Herrn Hofrat Prof. E. Zuckerkandl, für das lebhafte Interesse, das derselbe an diesen Arbeiten genommen, wie für die vielfache und werktätige Unterstützung derselben meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen.

Material und Methode.

Das Material, welches zu meinen Untersuchungen gedient hat, gliedert sich in folgende Gruppen:

a) Saurier.

Gecko	17	Exemplare
Scincus officinalis	5	,,
Lacerta viridis	5	,,
Alligator lucius	4	,,
Varanus griseus	3	,,
Calotis versicolor	3	,,
Lacerta viridis	3	,,
Lacerta muralis	2	,,
Chamaeleo vulgaris	2	,, .

Uromastix spinipes und acanthinurus je 2 Exemplare.

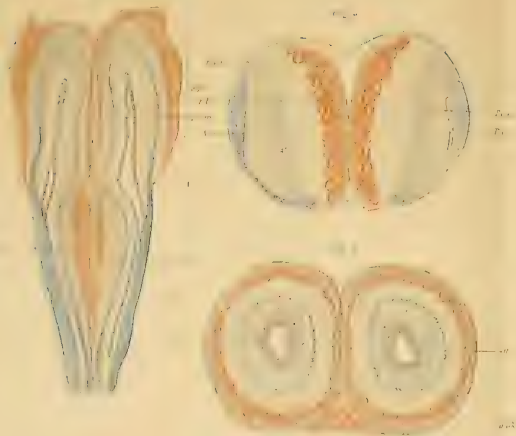
b) Ophidier.

Scheltopusik (Pseudopus apus)	7 Exemplare
Tropidonotus natrix	7 ,,
Vipera ammodytes	4 ,,
Python molurus und Boa constrictor	3 ,,
Naya tripudians	1 Exemplar
Anguis fragilis	3 Exemplare
Calopeltis Aesculapii	3 ,,
Tropidonotus piscator	1 Exemplar
Pelias berus	2 Exemplare

c) Chelonier.

Emys europea	3 Exemplare
Talassochelys corticata	1 Exemplar.

Die Gehirne der lebend erhaltenen Exemplare wurden nach vorheriger Narkotisierung des Tieres, die der übrigen in möglichst frischem Zustande aus der Schädelkapsel entfernt. Der virtuosen Sektionstechnik der Herren Prosektoren des Institutes, insbesondere der Herren Tandler, Grosser und Alexander danke ich es, dass dies in der Regel ohne die geringste mechanische Verletzung des Gehirns geschehen ist und dass in den allermeisten Fällen auch der Riechlappen ganz intakt gewonnen werden konnte. Die Gehirne wurden nun einige Tage lang in 10% Formollösung fixiert und sodann in Müllersche Flüssigkeit eingelegt, wenn es sich um Markscheidenfärbungen oder in Alkohol weiter gehärtet, wenn es sich um Herstellung von Zellfärbungspräparaten handelte. Die weitere Behandlung der Objekte bis zur Schnittfertigkeit erfolgte nach den bekannten Regeln. Alle Objekte wurden in Celloidin eingebettet und in möglichst lückenlose Serienschnitte von 20μ Dicke zerlegt. Wo die Anzahl der Gehirne ausreichte, was in der Regel der Fall war, wurden Schnitte in den drei aufeinander senkrechten Haupt-



Autor delin.

ebenen angelegt; wo dies nicht der Fall war, z. B. bei Talassochelys corticata, von der ich nur ein Exemplar erhalten konnte, wurde das Gehirn in der Sagittalebene halbiert und die eine Hälfte in der frontalen, die andere in der horizontalen oder sagittalen Ebene in Serienschnitte zerlegt. —

Die Markscheidenfärbung habe ich in der Regel nach den Angaben Weigerts geübt. In der ersten Zeit meiner Untersuchungen habe ich wohl auch die Palsche Modifikation der Differenzierung angewendet und in der Regel schöne prägnante Markscheidenfärbungen erhalten; jedoch nur ausschliesslich diese. Denn die Gewebsstruktur und namentlich die marklosen Faserzüge treten bei Anwendung dieser Methode nicht hervor. Auch die Färbung und Differenzierung nach Kulschitzky gab keine zufriedenstellenden Resultate in den genannten Richtungen, wenngleich sie der Palschen Methode in dieser Hinsicht vorzuziehen ist. Hingegen lieferte die Differenzierung nach Weigert mit Borax (2 %) und rotem Blutlaugensalz ($2^1/_2$ %) nach beiden Richtungen so distinkte Resultate, dass ich diese Methode weiterhin fast ausschliesslich angewendet habe. Ich habe in der Regel ganze Serien von einigen hundert Schnitten und nicht selten mehrere solche auf einmal gefärbt und die zwischen übereinander geschichteten Fliesspapierlagen reihenweise geordneten Serienschnitte zwei Tage lang bei gewöhnlicher Zimmertemperatur in der Farblösung belassen; bloss bei grösseren Objekten (Alligator, Python, Varanus) habe ich während dieser Zeit 1 bis 2 Stunden lang Brutofentemperatur angewendet. Alsdann wurde die Farblösung vorsichtig abgegossen oder mittelst Pipette abgezogen, die Fliesspapierlagen mit Brunnenwasser gründlich abgespült, die Schnitte in den Serienapparat übertragen und am folgenden Tage differenziert. Nach der Differenzierung, die fast immer innerhalb $^3/_4$ Stunden vollendet war, wurden die Schnitte abermals mit Brunnenwasser gründlich ausgewaschen, sodann entwässert, aufgehellt und in Canadabalsam eingeschlossen. —

Zellfärbungspräparate habe ich mit Lösungen von Delafieldschem Hämatoxylin oder mit P. Meyerschem Hämalaun und mit wässeriger oder alkoholischer Eosinlösung in der üblichen Weise hergestellt. Die markhaltigen Fasern erscheinen bei dieser Methode, namentlich, wenn die Hämatoxylinlösung etwas konzentrierter genommen wird, in blaugrauer, die marklosen in gelbroter oder rosenroter Farbe. Wohlgelungene Präparate dieser Art geben sehr lehrreiche Bilder, zumal auch die Zellformen, Zellanhäufungen und Ganglien sehr scharf hervortreten.

Die Silberimprägnierung nach Golgi kam bei meinen Untersuchungen nicht zur Anwendung, da es meinen vorläufigen Zwecken nicht entsprach, die feineren Strukturverhältnisse der Hirnrinde und die allerfeinsten Endverästelungen der Faserzüge innerhalb derselben zu erforschen. Die Ergebnisse der darauf hin gerichteten Arbeiten von S. und P. Ramon y Cajal (35, 36, 37) können überdies zur Zeit als erschöpfend angesehen werden und haben auch bereits durch van Gehuchten (40), Edinger u. a. ihre Bestätigung gefunden.

Die Abbildungen sind mit Hilfe des Tandlerschen Zeichenapparates hergestellt worden, dessen Einfachheit und Handlichkeit für diese und noch andere Zwecke keiner weiteren Empfehlung bedarf. Die Präparate wurden vorerst mit schwächerer Vergrösserung im Apparate abgezeichnet und die feineren Details sodann bei stärkerer Vergrösserung genau nach den Originalpräparaten eingetragen. — Bezüglich der Nomenklatur habe ich die Terminologie Edingers beibehalten.

Ich beschränke mich in der vorliegenden Abhandlung darauf, das Vorderhirn des Gecko in seinem morphologischen Aufbau und das Verhalten der Fasersysteme im Vorderhirn dieser Reptilienart zu besprechen. In weiteren Abhandlungen werde ich das Zwischenhirn dieses Tieres, sowie die gleichen Verhältnisse bei den übrigen von mir untersuchten Reptilienarten zur

Publikation bringen. Eine zusammenhängende Besprechung der auf den Gegenstand Bezug habenden Litteratur kann ich an dieser Stelle unterlassen, nachdem dieselbe in den Arbeiten Ad. Meyers (33) und Edingers (15 u. 16) volle Berücksichtigung und Würdigung gefunden hat und sich überdies im Texte des öfteren Gelegenheit bieten wird, auf die Angaben in der Litteratur zurückzukommen. —

Äussere Form.

Der nachfolgenden Beschreibung des Geckogehirns liegt teils das frische, eben der Schädelhöhle entnommene Gehirn, nachdem es behufs Fixierung einige Tage in 10 % Formollösung gelegen, teils das in 1 % Chromsäure und Alkohol gehärtete und von den Meningen befreite Gehirn zu Grunde.

Die äussere Form des Geckogehirns ist nicht bei allen Gattungen — es giebt deren 50 mit 200 Arten [1]) — eine ganz gleiche. Im allgemeinen zeigt es, namentlich das Vorderhirn, ein mehr breites, gedrungenes Ansehen. Die Meningen sind in der Regel stark pigmentiert, namentlich über dem Rückenmark und der Oblongata, der Hirnbasis, dem Kleinhirn, den Vierhügeln, den seitlichen Anteilen der Hemisphären und der Bulbusanschwellung des Riechlappens. Der Riechlappen ist im Verhältnis zur Länge des Vorderhirns ungewöhnlich lang: seine Länge beträgt bei den grösseren Arten etwa 15 mm, bei den kleineren etwa 8—9 mm. Ungefähr in der Mitte seiner Länge erscheint der Riechlappen fadenförmig dünn, wird aber gegen den Übergang in die Hemisphären und gegen das Bulbusende hin allmählich dicker. Das letztere präsentiert sich als rhombische längliche, flache, polsterartige Anschwellung, die vom Riechlappenstiel durch eine deutliche Einkerbung auf der dorsalen Fläche abgegrenzt ist, während der Übergangsteil in

[1]) J. Leunis; Synopsis der Tierkunde. 3. Aufl. v. H. Ludwig. I. Bd. 1883.

die Hemisphäre nicht unmittelbar in den frontalen Pol derselben einmündet, sondern sich in den basalen Anteil des letzteren einpflanzt, in der Art, dass zwischen Riechlappen und der konvexen Hemisphärenfläche eine Furche zu stande kommt, die den Rich-

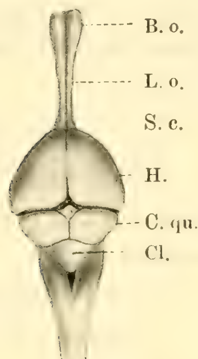


Fig. 1.
Ansicht des Geckogehirns von oben. B. o. Bulbus olfactorius. L. o. Lobus olfactorius. H. Grosshirnhemisphären. C. qu. Vierhügel. Cl. Kleinhirn. S. c. Sulcus coronalis.

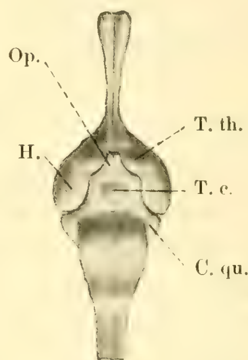


Fig. 2.
Ansicht des Geckogehirns von unten. T. th. Tuber thaeniae. T. c. Tuber cinereum. Op. Opticus. Die übrige Bezeichnung wie in Fig. 1.

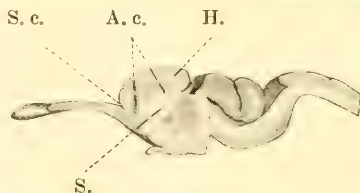


Fig. 3.
Mediale Wand des Geckogehirns. S. c. Sulcus coronalis. S. Septum. A. c. Area commissuralis. H. Hemisphäre.

lappenstiel gegen den Mantel absetzt (Textfig. 3, S. c.). Edinger erwähnt diese Furche und bemerkt, dass sie bei den Schildkröten nicht konstant sei. B. Haller (42) beschreibt sie für das Gehirn von Emys und nennt sie Sulcus coronalis.

Die Grosshirnhemisphären zeigen, wie oben bemerkt, bei allen untersuchten Geckoarten ein mehr breites, gedrungenes

Ansehen. Ihre Länge beträgt bei den grösseren Arten etwa 10 mm, bei den kleineren etwa 6 mm; die Breite beider Hemisphären zusammen bei den ersteren etwa 10 mm, bei den letzteren etwa 8 mm. An den Hemisphären unterscheidet man zweckmässig eine dorso-laterale, gewölbte Aussenfläche, eine basale und eine mediale Fläche. Entsprechend der Mittelebene liegen die Hemisphären, bloss durch die enge Sagittalspalte getrennt, unmittelbar aneinander. Die hinteren abgeplatteten Flächen berühren die Vierhügel und begrenzen mit denselben eine rhombische Lücke, in welcher die Epiphyse gelegen ist.

An der lateralen Fläche sieht man, namentlich bei abgezogenen Meningen, dass der vordere Hemisphärenpol einen stumpfen Vorsprung bildet. Unterhalb desselben geht der Riechlappen, kegelförmig verbreitert, in die Area olfactoria über. Die laterale Hemisphärenwand ist glatt. An einzelnen Gehirnen fand sich an der lateralen Wand eine flache Rinne; doch ist es immerhin möglich, dass sie durch Schrumpfung der Hemisphärenwand hervorgerufen wurde.

An der basalen Fläche (Textfig. 2) sind zunächst am frontalen Hemisphärenende feine weisse Züge markhaltiger Fasern zu sehen, die aus dem Riechlappen kommen und die Area olfactoria oberflächlich bekleiden. Man sieht ferner hinter der Area olfactoria einen rundlichen Vorsprung (Tuber taeniae nach Edinger), dessen hinterer Rand sich gegen die Hemisphäre durch eine Einziehung (Sulcus limbicus) begrenzt. Dieselbe entspricht der Fovea limbica der Autoren, ein Terminus, der in Anbetracht der Form dieser Einziehung auf das Geckogehirn nicht gut angewendet werden kann.

Die mediale Fläche der Hemisphäre zeigt folgende Details: Man kann an derselben drei distinkt hervortretende Anteile unterscheiden (Textfig. 3): a) dorsalwärts die Hemisphärenrinde (H); b) basalwärts die Area parolfactoria, den an der medialen Wand sichtbaren Anteil der Riechformation;

c) zwischen beiden das mächtige Septum (S), nach oben begrenzt durch eine sagittal verlaufende Markleiste. — An der Grenze zwischen der Rinde und dem Septum findet sich eine stellenweise deutlich ausgeprägte Furche, die Bogenfurche des Septum (Fissura arcuata septi nach Edinger).

Der Spalt des Seitenventrikels erscheint im vorderen Teile des Gehirns äusserst enge, da die Wände miteinander in Berührung stehen. Im Bereiche des Striatum, welches eine mediale und eine dorsale Wand besitzt, berührt erstere das Septum, letztere die laterale Hemisphärenwand. Weiter hinten ist der dorsale Abschnitt der Kammer geräumiger, da derselbe einen Fortsatz des Plexus chorioideus lateralis aufnimmt.

Die Fissura chorioidea selbst liegt weit hinten im Vorderhirn. In dieser Gegend erscheint der Plexus chorioideus lateralis an Querschnitten seiner ganzen Breite nach. Er besteht aus einer senkrecht aufsteigenden Platte, deren kraniales Ende sich stark verbreitert (Taf. 31/32, Fig. 18).

Der Aufbau des Vorderhirns bei den Geckoarten folgt mit gewissen Abweichungen im allgemeinen dem gleichen Typus, wie ihn Edinger für das Gehirn der übrigen Reptilien geschildert hat. Danach teilt sich das Vorderhirn in zwei Abschnitte: in den Stammlappen und Mantel, wenn man der Einteilung Edingers, oder in Mantel und Kern wenn man der Einteilung nach Ad. Meyer folgen will:

I. der Stammlappen besteht nach Edinger, aus dem Striatum und Epistriatum;

II. der Mantel besteht aus der Rinde mit Einschluss des Septum, welches den ventralen Teil der medialen Hemisphärenwand bildet.

Ich werde meine Beschreibung mit denjenigen Teilen des Vorderhirns beginnen, welche in Beziehung zum Riechcentrum stehen.

I. Riechapparat.

Der Riechapparat der Gecko setzt sich zusammen aus dem Bulbus olfactorius, aus den innerhalb derselben entspringenden und verlaufenden Faserzügen der sekundären Riechbahn und aus den Endstätten dieser Faserzüge, die in der Area olfactoria und parolfactoria, sowie in gewissen Abschnitten der Hirnrinde und des Stammlappens gelegen sind.

1. Bulbus und Lobus olfactorius.

Der Bulbus olfactorius bildet, wie schon früher erwähnt wurde, eine flache polsterartige Anschwellung des Lobus olfactorius, dessen Rindenformation sich von dem weissen stielartigen Anteile des Riechlappens als graue Masse deutlich abhebt. Man kann am Bulbus eine breitere vordere und eine schmälere hintere Hälfte unterscheiden, die von einander durch eine seichte Einkerbung abgegrenzt sind. Die Rinde umschliesst den Bulbus nicht in symmetrischer Weise, sondern erstreckt sich an der medialen Seite desselben in etwa doppelt so langer Ausdehnung nach hinten, wie an der Aussenseite, ein Verhalten, wie es auch bei Säugern beobachtet wird und höchstwahrscheinlich dem als Nebenbulbus bezeichneten Rindenteile entspricht. Den Bau dieser Rindenformation anlangend, besteht dieselbe aus einer Anhäufung grosser, runder oder ovaler Zellen (Mitralzellen), deren zahlreiche Dendritenfortsätze, wie die Untersuchungen S. Ramon y Cajals und van Gehuchtens ergeben haben, mit den aus dem Schädelinnern heraustretenden letzten Enden der Riechnerven, der primären Riechbahn (Fila olfactoria), Kontaktverbindungen eingehen, während die Achsencylinderfortsätze dieser Zellen sich kaudalwärts wenden und in ihrem weiteren Verlaufe die sekundäre Riechbahn oder Riechstrahlung (Radiatio olfactoria) zusammensetzen.

Der Lobus olfactorius ist, nach der Schilderung Edingers, überall, sowohl an dem noch von Formatio bulbaris bedeckten Abschnitte, als auch weiter hinten, von der Riechstrahlung bedeckt. Auf Frontalschnitten durch den Lobus erhält man immer peripher die Formatio bulbaris und central die Lobusformation. Auf allen Querschnitten durch das frontale Ende des Lobus kann man von aussen nach innen unterscheiden: 1. Schicht der Fila. 2. Schicht der Glomeruli. 3. Schicht der Mitralzellen. 4. Markfaserung aus den Mitralzellen. 5. Rinde des Lobus olfactorius. Von dieser Rinde ist in den frontalen Abschnitten nicht die ganze Dicke, sondern nur die Molekularschicht vorhanden. 6. Mark des Lobus olfactorius. 7. Ventrikelepithel. —

Diese Schilderung kann ohne weiteres auf den Lobus olfactorius des Gecko übertragen werden. Hervorgehoben sei bloss, dass an der Einpflanzungsstelle des Riechlappens in den vorderen Hemisphärenpol der dorso-laterale Abschnitt der Lobusrinde einerseits an die laterale Rindenplatte der Hemisphaere anschliesst und andererseits an der Stelle, wo das kleinzellige Band der Ammonsrinde sich von der Basis zurückzieht, auch ein Anschluss der Lobusrinde an diese zu erkennen ist.

2. Sekundäre Riechbahn (Radiatio olfactoria).

Die aus dem Bulbus olfactorius heraustretende Faserung, die sekundäre Riechbahn, wurde von früheren Autoren als die Faserung der Riechnervenwurzeln bezeichnet und man hat in ihrem weiteren Verlaufe eine mediale und eine laterale Faserabteilung unterschieden. Nach Edinger ist diese Unterscheidung nicht richtig, schon deshalb, weil der medial liegende Zug gar nicht aus dem Bulbus stammt. Er bezeichnet die ganze Faserung als Tractus bulbo-corticales und giebt an, dass die Mehrzahl der dicken markhaltigen Fasern sich, wie Herrick (25—27)

zuerst gesehen hat, an der lateralen Seite des Lobus ansammelt, während die dünneren in die Lobusrinde eingetaucht sind. Die lateral angesammelten Fasern bilden alsbald ein mächtiges Bündel, welches an der Aussen- und Unterseite des Gehirns weiter rückwärts zieht und die Riechstrahlung s. str. (laterale Riechnervenwurzel der Autoren) darstellt. Dieses dicke Faserbündel durchwandert die Area olfactoria und findet hier zum grössten Teil sein Ende. Ein Teil aber, verstärkt durch neue Fasern aus dem Lobusmarke, wendet sich rückwärts und an die laterale Seite des Gehirns, um allmählich aufsteigend in das Epistriatum einzustrahlen. Diesen Zug aus der Lobusrinde in das Epistriatum bezeichnet Edinger als Tractus cortico-epistriaticus. Die Riechstrahlung setzt sich also nach Edinger zusammen aus den Tractus bulbo-corticales, soweit sie nicht schon in den frontaleren Rindenpartien sich verloren haben und aus den Tractus cortico-epistriatici, die dem Marke des Lobus olfactorius und der Area parolfactoria entstammen.

Das Geckogehirn anlangend, verhält sich die sekundäre Riechbahn (Taf. 27/28 Fig. 1—12) folgendermassen: Die aus dem Bulbus kommenden Fasern sondern sich schon im Bulbus in zwei ungleich starke Abteilungen: 1. in eine Abteilung, die auf Horizontalschnitten als ein sehr zarter Faserzug erscheint und einwärts vom Ventrikel, an der medialen Seite des Bulbus gelegen ist (Taf. 27/28 Fig. 1 T. o. m.) und in eine Abteilung, die auswärts vom Ventrikel liegt, in der vorderen Bulbushälfte noch sehr zart und schmal ist, in der hinteren schon als mächtiges Faserbündel erscheint und sich hier der Aussenseite der Bulbushälfte anlegt (Taf. 27/28 Fig. 1 T. o. l). Auf Frontalschnitten erscheint die sekundäre Riechstrahlung in der vorderen Bulbushälfte in Form eines geschlossenen Kreises um den central gelegenen Ventrikel angeordnet (Taf. 27/28 Fig. 3 R), in der hinteren Bulbushälfte hingegen erscheint der Ventrikel exzentrisch gelegen und es nimmt die eine Faserabteilung die

ganze laterale und zum Teil auch die basale Umrandung des Bulbus ein, während die andere, die beiden Endpunkte der ersteren lateralwärts und basalwärts verbindend, zwischen der Rindenformation an der medialen Wand und dem Ventrikel angeordnet erscheint (Taf. 27/28 Fig. 2 T. o. m. und T. o. l.).

Im Bulbusanteil umhüllen beide Faserabteilungen der sekundären Riechbahn den Lobus derart, dass eine scharfe anatomische Trennung derselben nicht wohl möglich ist. Da nun aber, wie bereits vorhin bemerkt worden, ein Teil der sekundären Riechbahn sich hauptsächlich an der medialen, der andere hauptsächlich an der basalen, resp. latero-basalen Umrandung des Lobus ansammelt, während die dorsale, resp. dorso-laterale Peripherie desselben frei bleibt (Taf. 27/28 Fig. 4), so mag die von den Autoren beliebte Unterscheidung einer medialen und einer lateralen Faserabteilung der sekundären Riechbahn immerhin beibehalten werden. Anatomisch gerechtfertigt erscheint dieselbe nicht und es ist demgemäss entsprechender, die einzelnen Faserabteilungen nach ihrer topographischen Lage als dorsale, ventrale, laterobasale etc. Züge zu bezeichnen. Am richtigsten ist es übrigens, wie dies auch Edinger getan, für die Bahnen Bezeichnungen zu wählen, die den Ursprung und das Ende der Faserzüge ausdrücken.

3. Area olfactoria und parolfactoria.

Der Lobus olfactorius wird in der Nähe des frontalen Hemisphärenpols zusehends breiter und pflanzt sich in den basalen Anteil desselben in der eingangs geschilderten Weise ein. Die Einpflanzungstelle erscheint durch eine flachhügelförmige Erhabenheit markiert. Die Region, welche sich von dieser Stelle an über die ganze basale Fläche des Vorderhirns ausbreitet und sich auch auf die mediale Wand der Hemisphäre bis zum Septum hinauf erstreckt, bildet die Area olfactoria im weiteren Sinne des Wortes und zwar wird, nach Edinger,

der an der Hirnbasis liegende Anteil als Area olfactoria s. s., der an der medialen Hemisphärenwand liegende Anteil als Area parolfactoria bezeichnet.

Die Area olfactoria und parolfactoria des Gecko ist durch zwei grosse Ganglienkerne charakterisiert, von denen der eine im frontalen, der andere im occipitalen Gebiete gelegen ist. Der erstere liegt im Körper des Riechlappens entsprechend der vorhin erwähnten flachhügelförmig vorspringenden Stelle der Hirnbasis. Er bildet einen grossen, sphärischen, zellreichen Ganglienkörper, der vom Striatum ausgehend das basale Ende des Ventrikelspaltes des Riechlappens umgreift und sich der medialen Hemisphärenwand anschliesst. Auf Sagittalschnitten erscheint dieser Körper jenseits des Ventrikelspaltes in kreisrunder, scharf begrenzter Gestalt, während, solange der Ventrikelspalt sichtbar ist, nur die dorsale Begrenzung gegen das Septum und die basale gegen die Area olfactoria distinkt hervortreten; rückwärts, gegen das Striatum zu, geht der Ganglienkörper unvermittelt in dasselbe über. Auf Frontalschnitten (Taf. 27/30 Fig. 6—12, N.s) zeigt der Ganglienkörper gleichfalls eine sphärische Gestalt mit einem, den Ventrikelspalt umgreifenden, resp. in den Seitenventrikel vorspringenden, zapfenartigen Fortsatz, auf welch letzterem dorsalwärts unmittelbar das Septum aufliegt; medialwärts reicht der Ganglienkörper bis nahe an die Mittellinie, grenzt sich basalwärts durch einen schmalen lichten Saum von der Area olfactoria ab, während lateralwärts die Begrenzung undeutlich erscheint, resp. der Ganglienkörper mehr oder weniger unvermittelt in das Striatum übergeht; der Übergang in das Striatum wird um so deutlicher, je weiter kaudalwärts man die Schnittserie verfolgt. Der in Rede stehende Ganglienkörper erweist sich demnach als ein Bestandteil des Striatum und ist offenbar homolog dem sogenannten Nucleus septi im Gehirn der Säuger.

B. Haller beschreibt bei Emys diesen Kern als Ganglion

areae olfactoriae und meint, dass sich derselbe nur aus der Zellschichte der Area olfactoria heraus differenziert haben kann, da der Kern mit dieser Zellschichte verwachsen ist. In der Arbeit Ad. Meyers entspricht diesem Kerne das vordere mediale Ganglion, das als Differenzierung in der medialen Ventrikelwand auftritt. Beim Gecko ist er unzweifelhaft ein Anteil des Striatum.

Der zweite grosse Ganglienkörper liegt im occipitalen Gebiete der Hemisphäre, in der als Tuber taeniae bezeichneten augenfälligen Hervorwölbung der Hirnbasis. Er entspricht dem zuerst von C. L. Herrick (27) als Nucleus occipito-basalis bei Reptilien beschriebenen Kerne und ist derselbe Ganglienkern, den Edinger bei Eidechsen und Schlangen beschrieben und als Nucleus sphaericus oder Kugelschalenkern bezeichnet hat. Die Morphologie dieses Kernes soll später bei der Beschreibung des Epistriatum ausführlicher geschildert werden.

4. Verlauf und Endigung der sekundären Riechbahn.

Der Verlauf und die Endigung der sekundären Riechbahn sind am schönsten auf Horizontalschnitten zu sehen. Verfolgt man die Schnittserie in ventro-dorsaler Richtung, so zeigt sich folgendes:

Auf den am meisten basal gelegenen Schnitten sieht man in der Area olfactoria und zwar sowohl in den medialen, als lateraten Anteilen derselben, zahlreiche Fasern der sekundären Riechbahn, die lateralwärts in der Area olfactoria schräg von innen und in der Richtung gegen den Optikus hinziehen. Ein Teil dieser Strahlung lässt sich bis in den Nucleus sphaericus des Epistriatum verfolgen und entspricht den Zügen, die Edinger als Tractus cortico-epistriatici bezeichnet; ich nenne dieselben Tractus bulbo-epistriatici. Auf etwas höher gelegenen Schnitten, wo der Nucleus septi und der Ventrikelspalt des Riechlappens getroffen erscheinen, verläuft die sekundäre Riechbahn



Am (g.Z.)

Autor delin.

zu beiden Seiten der Ventrikelwand teils lateral, teils medial im Lobus (Taf. 33/34 Fig. 23 T. o. m. und T. o. l.). Der in der lateralen Wand verlaufende Zug (Taf. 33/34 Fig. 28. T. b. c.) endigt in der Rinde des Lobus olfactorius und liegt der Ammonsrinde ganz nahe; ich bezeichne denselben mit Edinger als Tractus bulbo-corticalis. Ob Verbindungsfasern von diesem Zuge in die Ammonsrinde eingehen, ist nicht mit Sicherheit zu entscheiden. Der an der medialen Wand gelegene Zug (Taf. 33/34 Fig. 23 T. b. p.) verläuft direkt in die Area parolfactoria hinein. Derselbe umscheidet auf diesem Wege und überzieht mit feinen Zweigchen ein rundovales Zellenlager, das zwischen Ventrikelspalt und medialer Wand liegt (Lobusrinde), tritt alsdann in den engen Raum zwischen Oberfläche der medialen Wand und Nucleus septi, um kaudalwärts von letzterem breit auseinanderzutreten und sich zu verästeln. Dieser Faserzug, den ich als Tractus bulbo-parolfactorius bezeichne, findet hier in der Area parolfactoria anscheinend sein Ende, wenigstens sind seine Fasern in dem dichten Geflechte der Area nicht weiter zu verfolgen und auseinander zu halten. —

Auf Sagittalschnitten erscheint in den am meisten lateralen Partien der Hemisphäre zunächst der Tractus bulbo-epistriaticus. Derselbe verläuft als latero-basaler Faserzug anfangs in kaudaler Richtung, steigt zur Basis herab und gelangt an die kaudale Seite des basalen Vorderhirnbündels, zieht alsdann dorso-kaudalwärts und senkt sich in die vordere Verlängerung des Nucleus sphaericus ein. —

Auf weiter medialwärts gefüllten Sagittalschnitten erscheint, im engen Anschlusse an das zum Ganglion habenulae aufsteigende Taeniabündel, ein Teil des Tr. bulbo-parolfactorius. Derselbe liegt nämlich ventralwärts von dem eben beschriebenen latero-basalen Zuge ganz an der Hirnbasis und kann als ventraler Faseranteil der sekundären Riechbahn bezeichnet werden. Die Verfolgung dieses ventralen Zuges frontalwärts gegen den

Riechlappen zu durch die Area olfactoria hindurch ergiebt, dass derselbe in der Area olfactoria die allerbasalste Stelle einnimmt und unterhalb des Nucleus septi, basalwärts von dem dessen Peripherie umgreifenden Kommissurenbündel der Pars olfactoria in den Riechlappen zieht.

In dem Masse, als sich die Schnittserie der Medianlinie nähert, etwa im Niveau des Ventrikelspaltes des Riechlappens, ergiebt sich folgendes Verhalten der sekundären Riechbahn: Man kann in diesem Niveau zwei Faserteile derselben unterscheiden, einen dorsalen und einen ventralen Anteil, beide getrennt durch den Ventrikelspalt. Der ventrale Anteil (Taf. 37/38 Fig. 30 v) spaltet sich in zwei Bündel, welche einen langgestreckten, oberhalb des Ventrikels gelegenen Zellhaufen (Lobusrinde) umfassen, mit feinen Zweigchen umspinnen und sich dann wieder vereinigen; es ist der früher auf Horizontalschnitten geschilderte Tractus bulbo-parolfactorius. (Taf. 37/38 Fig. 30 T. b. p.). Der dorsale Anteil (Taf. 37/38 Fig. 30 d) zieht an der oberen Peripherie des Nucleus septi nach hinten und spaltet sich gabelförmig auch in zwei Äste: der obere verläuft gegen das Septum, während der untere, den Nucleus septi umgreifend, direkt in die Area parolfactoria hinzieht.

Auf Frontalschnitten ist namentlich das Verhalten der sekundären Riechbahn zum Lobus olfactorius schön zu sehen. In den beiden ersten Dritteln des Lobus umscheidet das Mark den Lobus olfactorius gleichmässig. In der Nähe des frontalen Hemisphärenpols verbreitert sich der Lobus und man sieht zugleich, dass die ihn umhüllende Fasermasse sich immer mehr an seiner basalen und lateralen Peripherie ansammelt; auf Schnitten im Niveau des Hemisphärenpols hingegen erscheint die Fasermasse derart gruppiert, dass die dorso-laterale Umrandung von Fasern fast frei ist und die Hauptmassen der Fasern sich mediobasal aneinander drängen (Taf. 27/28 Fig. 5 R). Zwischen Ventrikelspalt und dorsaler Umrandung des Lobus, sowie zwischen

der ersteren und der basalwärts angesammelten Faserlage befindet sich je eine dichte Lage pyramidenförmiger Zellen (Lobusrinde) und lateralwärts vom Ventrikel findet sich eine Lage quergetroffener Faserbündel entsprechend der Pars olfactoria der vorderen Kommissur (Taf. 27/28 Fig 5 C. a.). —

Während nun diese medialwärts angesammelte Faserabteilung in die Area parolfactoria zieht, rückt ein Anteil der an der basalen Peripherie des Lobus angesammelten Fasern immer mehr gegen die laterale Peripherie desselben, erscheint dorsolateralwärts von der Taenia thalami (Taf. 32 Fig. 15 und 16 T. b. e.), zwischen dieser und dem Querschnittsbilde des basalen Vorderhornbündels und kann nun allmählich aufsteigend bis in den Nucleus sphaericus des Epistriatum verfolgt werden (Tr. bulbo-epistriaticus). Ein anderer Teil erscheint auf weiter kaudalwärts geführten Schnitten in der Lücke zwischen dorsaler und lateraler Rindenplatte, der sich etwa im Niveau, wo die letztere sich ventralwärts einrollt, wahrscheinlich, wie dies von anderen Autoren angenommen wird, ins Epistriatum einsenkt.

Kurz zusammengefasst ergiebt sich demnach für den Ursprung, den Verlauf und die Endigung der sekundären Riechbahn folgendes:

Die sekundäre Riechbahn entstammt dem Bulbus olfactorius und löst sich, indem sie ihren Endstätten zueilt, in drei Fasersysteme auf:

1. In den Tractus bulbo-corticalis, der in der Rinde des Lobus olfactorius sein Ende findet;

2. In den Tractus bulbo-epistriaticus, der in den Nucleus sphaericus des Epistriatum einstrahlt;

3. In den Tractus bulbo-parolfactorius, der in direktem Zuge der Area parolfactoria zueilt und hier sein Ende findet.

Hiermit will ich nicht behaupten, dass alle Fasern der sekundären Riechbahn aus dem Bulbus olfactorius stammen und

auch nicht in Abrede stellen, dass Fasern aus der Lobusrinde der sekundären Riechbahn in ihrem Verlaufe zuwachsen. —

5. Fasciculus cortico-parolfactorius.

Die Area parolfactoria der Reptilien steht mit der Ammonsrinde durch einen mächtigen Faserzug in Verbindung, der als Riechbündel bezeichnet und mit verschiedenen Namen belegt wird; C. L. Herrick bezeichnet denselben als mediale Riechnervenwurzel, Ad. Meyer als basales Randbündel, Edinger als Tractus cortico-olfactorius septi. Dieser Faserzug findet sich an gleicher Stelle auch im Gehirn der Säugetiere und ist von Zuckerkandl schon vor längerer Zeit als Riechbündel des Ammonshorns beschrieben worden. Edinger legt diesem Faserzuge eine grosse physiologische Wichtigkeit bei und bezeichnet ihn als die stärkste Verbindung, welche die Hirnrinde der Reptilien mit irgend einem anderen Hirnteile besitzt. Er entstammt nach Edinger der Area olfactoria an der medialen Seite, zieht in mächtigen Bündeln entlang der Septumwand dorsalwärts, tritt von unten und vorne her in die Sagittalfurche ein und gelangt in die Ammonsrinde. Dieser vor der Commissura anterior im Septum basalwärts ziehende Tractus cortico-olfactorius septi ist beim Gecko nicht zu finden. Dafür ist oberhalb der Commissura pallii anterior der Faserzug kräftig entwickelt, den ich als Fasciculus cortico-parolfactorius (sagittales Längsbündel) bezeichnet habe. Die Topographie dieses Bündels verhält sich folgendermassen:

a) Auf medianen Sagittalschnitten sieht man den Faserzug fast in seinem ganzen Verlaufe (Taf. 37/38 Fig. 30 F. c. p). Er präsentiert sich hier als ein breiter, aus parallel angeordneten Markbündeln bestehender Faserzug, welcher am ventralen Rande der Hemisphäre, im dorsalen Abschnitte des Septum und über der marklosen Mantelkommissur liegend, bogenförmig vom occipitalen gegen den frontalen Hemisphärenpol dahinzieht und

am vorderen Ende dieser Kommissur ventralwärts abbiegend in die Area parolfactoria hinabsteigt, wo seine Fasern bis in die oberflächliche Schicht der basalen Rinde zu verfolgen sind. Der Abstieg in die Area parolfactoria erfolgt, entsprechend der scharfen frontalen Krümmung des Septums, in ziemlich steiler Richtung; ein Teil der Fasern biegt hierbei ventralwärts ins Septum ab, während der andere Teil direkt basalwärts zieht, wobei die parallelen Faserbündel breit auseinandertreten, sich mit den von frontalwärts her in die Area eintretenden Zügen des Tractus bulbo-parolfactorius vermischen und schliesslich in dem Fasergeflechte der Area sich verlieren. —

b) Auf Horizontalschnitten sieht man in den dorsalen Partien der Hemisphäre, noch oberhalb des Septum, in der äusseren Molekularschicht der Ammonsrinde, längs getroffene, parallel nebeneinander liegende Fasern auftreten, die auf weiteren Schnitten an Zahl zunehmen und in immer längeren Zügen erscheinen (Taf. 33/34 Fig. 20 F. c. p.). Sie liegen zu beiden Seiten der Mittellinie, lateral begrenzt von dem breiten Marklager des Septums und erscheinen am stärksten auf Schnitten im Niveau der Fissura arcuata. Frontalwärts zu sieht man die Fasern bis zum vorderen Teile der Ammonsrinde hin ziehen und medial von den Tangentialfasern, oft auch mit diesen vermischt, in die Rinde hinaufsteigen. Indem man nun die Schnittserie weiter basalwärts verfolgt, erscheinen in Form einer Überdachung die kurzen, gekreuzten Bündel der Commissura septi; über der vorderen und hinteren Grenze derselben sind aber noch immer Teile der parallelen Faserzüge zu sehen. Das Bündel zieht in sagittaler Richtung bis zum vorderen Ende der marklosen Mantelkommissur und bis zum vorderen Teile der Ammonsrinde, biegt alsdann basalwärts ab und ist dieser Abschnitt des Faserzuges besser auf Sagittalschnitten zu verfolgen (vgl. oben). Auf Horizontalschnitten erscheint dieser Abschnitt als Lage quergetroffener Fasern, die im medio-dorsalen Teile des Septums

unterhalb der Fissura arcuata liegen (Taf. 33/34 Fig. 21 F. c. p.). Der Breite nach entspricht dieses Septumstück etwa der Breite der faserarmen, medial von dem Zellenbande der Ammonsrinde gelegenen Schicht und in der Verlängerung dieser Schicht ist das Faserbündel gelegen.

c) Auf Frontalschnitten erscheint der vordere absteigende Anteil des Fasciculus cortico-parolfactorius in parallelen Faserzügen, die zu beiden Seiten der Medianlinie liegen und lateral von der Commissura septi und dem Marklager des Septum begrenzt werden (Taf. 27/28 Fig. 8 und 9 F. c. p.). Kranialwärts zu sieht man die Faserzüge gegen die Ammonsrinde hinaufziehen, lateralwärts treten aus den parallelen Bündeln kurze Zweigchen quer durch die Septumkommissur in das Marklager des Septum, während gegen die Basis zu der Faserzug direkt in die Area parolfactoria hinabsteigt. Verfolgt man die Schnittreihe weiter in kaudaler Richtung, so werden die parallelen Züge des Bündels durch die marklose Septumkommissur nach und nach überdacht, resp. in einen kranialen und basalen Anteil geschieden. Den letzteren sieht man sich alsbald und zwar lateralwärts von den Zügen der sekundären Riechbahn (Tr. bulbo-parolfactorius) zwischen dieser und dem Fasciculus septo-parolfactorius in der Area parolfactoria verästeln, während weiter hinten das Bündel rein quergetroffen erscheint (Taf. 29/30 Fig. 11—14 F. c. p.).

Der Fasciculus cortico-parolfactorius verläuft über die Rückenfläche der Commissura pallii anterior und dürfte zum mindesten teilweise dem Cingulum des Säugetiergehirns entsprechen, mit dem er auch hinsichtlich der Einstrahlungsgebiete ziemlich übereinstimmt. Dass bei den Reptilien an der bezeichneten Stelle Associationsbahnen verlaufen ist durch die Arbeiten von Edinger und P. Ramon y Cajal bekannt, aber bei keinem Reptil gelang es mir ein so distinktes Bündel nachzuweisen wie gerade beim Gecko.

6. Fasciculus septo-parolfactorius.

Ausser dem soeben beschriebenen Fasciculus cortico-parolfactorius, der die Area parolfactoria des Gecko mit der Ammonsrinde verbindet, steht die mediale Seite des Riechfeldes beim Gecko noch durch einen zweiten Faserzug in Verbindung mit der medialen Hemisphärenwand, den ich als Fasciculus septo-parolfactorius (Taf. 29/30 Fig. 11 und 12 F. s. p.) hier zum erstenmal beschreibe. Dieser Faserzug entwickelt sich aus dem Nucleus septi, resp. aus jenem Teile der Area parolfactoria, der zwischen Nucleus septi und medialer Wand gelegen ist. Er zieht schief bogenförmig und hart an der medialen Umrandung des Nucleus septi in dorsaler Richtung in das Septum hinauf, wo er in dessen lateralen Partien nahe am Ventrikelrande verläuft und sich etwa im mittleren Drittel des Septums verliert; es gelang mir nicht, das Bündel weiter zu verfolgen.

7. Faserzüge der Taenia thalami.

Eine Kategorie von Faserzügen, welche mit der Area olfactoria mehr indirekt in Beziehung stehen, resp. in derselben nur zum geringen Teil entspringen oder endigen, vielmehr an ihr nur vorbeiziehen, um sich in andere Hirngebiete zu begeben, gleichwohl aber als zum Riechapparate gehörig anzusehen sind (Edinger), soll hier, soweit es sich um den Verlauf dieser Züge im Vorderhirn handelt, noch kurze Erwähnung finden. Es sind dies die Faserzüge, die als Taenia thalami bezeichnet werden.

Die Faserung der Taenia thalami besteht aus mehreren Zügen, die von A. Meyer näher beschrieben worden sind und welche dieser Autor als basales Längsbündel zur Taenia zusammenfasst. Dasselbe besteht aus drei Komponenten:

a) aus einem zarten Bündel, dessen feine Fasern dicht unter der Pia an der medialen Kante der Basis verlaufen, sich dann

aus der sagittalen Richtung lateralwärts wenden, das basale Vorderhirnbündel von unten umschlingen und sich schliesslich nach Meyer dem Tractus opticus anlegen;

b) vorher gesellen sich zu ihm noch spärliche Fasern aus den lateralen Teilen der Basis, die am vorderen Teil des Unterlappens vorbeiziehen;

c) aber auch etwas kräftigere Fasern schliessen sich ihm an, indem sie das basale Vorderhirnbündel oben und aussen umkreisen.

Nach kurzem Verlaufe unter dem Foramen Monroi weg auf der vorderen und medialen Seite des Tractus opticus gelangt wenigstens der feinfaserige Anteil in eine, wie Meyer sagt, dorsale Lücke zwischen basalem Vorderhirnbündel und Mantelfaserung und tritt dort in Beziehung zu einem kleinen Kern, der sich deutlich vom Corpus geniculatum externum trennen lässt. Von da treten die Fasern auf die äussere Seite des Ganglion habenulae, zusammen mit den übrigen Fasern dieser Kategorie. Es ist möglich, dass auch Fasern dem Tractus opticus folgen und sich an der Kreuzung am Boden des dritten Ventrikels beteiligen. Meyer homologisiert auch diese drei Anteile des basalen Längsbündels zur Taenia und meint, dass der erste Anteil einem Teile des Fornix longus, dem Pedunculus septi pellucidi (Honegger) gleichzustellen wäre. Für den zweiten Anteil kennt Meyer kein Homologon und für den dritten könnte man wegen seiner Lage zur Wand des rudimentären Unterhornes an eine Homologie mit der Taenia semicircularis denken. —

Edinger beschreibt vier Faserbündel als Zuzüge zur Taenia thalami:

1. Den Tractus olfacto-habenularis. Derselbe entspringt aus dem Herrickschen Nucleus occipito-basalis, zieht dann an der occipitalen Seite des Hirnmantels, dicht vor dem Optikus, in die Höhe, giebt Fasern in die Ganglia corporis habenulae ab und scheint dann mit einem Teile seiner Faserung direkt in die Commissura habenularis überzugehen. Er ist bei

allen Reptilien bis auf wenige Fasern marklos. Die marklosen Fasern bilden in der Kommissur den mächtigen frontalen Abschnitt. Es sind aber immer auch markhaltige Fasern nachzuweisen, die von der Area olfactoria an bis in die Kommissur mit dem Tractus ziehen, halten sich aber stets gesondert lateral von der marklosen Faserung und liegen in der Kommissur kaudal (beim Alligator ventral). Dieser Zug ist zuerst von Herrick entdeckt und richtig beschrieben worden, ohne dass dieser Autor, wie Edinger bemerkt, die Homologie mit der Taenia erwähnt hätte.

2. Ein zweiter Zug ist der Tractus transversalis taeniae. Derselbe zieht direkt, nachdem er das Tuber taeniae verlassen hat, medialwärts, überschreitet dabei die Faserung aus dem Striatum und legt sich für eine kurze Strecke an ihre mediale Seite. Bald aber entfernt er sich, dorsalwärts tretend, wieder von ihr und schliesst sich den anderen Taeniafasern an.

3. Ein dritter Zug ist der Tractus cortico-habenularis. Derselbe entstammt der Fornixfaserung, mit der er ein kleines Stück ventral zieht, um sich dann zu trennen und direkt rückwärts und aufwärts mit den vorhin erwähnten Zügen in das Ganglion habenulae zu ziehen. Er tritt einfach in dessen frontales Ende ein und beteiligt sich, wie es scheint, nicht an der Commissura habenularis. Dieser Zug wurde zuerst von Meyer richtig beschrieben. Edinger macht hierbei die Bemerkung, dass bei vielen kleinen Reptilien der kaudale Teil des Hirnmantels so dicht an dem Ganglion habenulae liege, dass es gar nicht zu einem längeren Faserzuge kommt. Man sieht vielmehr ganz direkt aus der Tangentialfaserschicht und aus dem Mark unter der Rinde die Fasern im kürzesten Zuge hinüber zum Ganglion habenulae ziehen. —

4. Schliesslich treten aus der Gegend der Commissura anterior einige Fasern habenulawärts. Ob sie in das Ganglion eintreten

oder sich, wie es öfter schien, in dem Gebiete dicht unter dem Corpus habenulae verlieren, wagt Edinger nicht zu entscheiden. —

Beim Gecko findet sich nun bezüglich der in Rede stehenden Faserung folgendes:

An lateralen Sagittalschnitten sieht man zunächst ein Taeniabündel von der basalen Fläche des Gehirns aufsteigen und gegen das Ganglion habenulae hinziehen (Taf. 35/36 Fig. 24, T. th.). Verfolgt man auf weiteren Sagittalschnitten dieses Bündel in der Richtung gegen die Medianebene, so kommt jener Teil der Taeniafaserung zum Vorschein, welcher die basale Gehirnfläche nicht erreicht, wohl aber in die basale Rinde, dorsal vom Optikus einstrahlt (Taf. 35/36 Fig. 25 u. 26, T. th.). Dabei kreuzen sich die Fasern dieses Bündels zum Teile mit den Zügen des Tr. septomesencephalicus. Die beiden bisher beschriebenen Bündel der Taeniafaserung entsprechen wohl dem Tractus olfacto-habenularis nach der Beschreibung Edingers.

Sodann findet man ein zartes Bündel, welches sich um die hintere Fläche der Commissura anterior herumlegt und im Bereiche derselben verschwindet. (Taf. 35/36 Fig. 25 u. 27, C. th.). Dieses Bündel dürfte den zarten Zügen entsprechen, welche in der vorhin mitgeteilten Beschreibung Edingers sub 4 angeführt sind.

An die Taeniafaserung schliessen sich nun noch in der Richtung gegen die Medianebene Faserbündel an, welche aus dem Übergangsteile des Septums (Fornixleiste nach Edinger) in die Ammonsrinde heraustreten und basalwärts ausstrahlen (Taf. 35/36 Fig. 27). Ob es sich hier schon um einen Teil der Fornixstrahlung handelt oder nicht, kann ich nicht entscheiden. Desgleichen kann ich nicht angeben, ob dieses Bündel zum Tr. cortico-habenularis gehört oder nicht. In der Art, wie Edinger diesen Faserzug auf Fig. 9 seiner Tafel für Tropidonotus abbildet, verläuft derselbe beim Gecko nicht.

II. Stammlappen.

In den Monographien über das Reptiliengehirn wird als Stammlappen derjenige Hirnabschnitt bezeichnet, der von der Hirnbasis, resp. von der Area olfactoria aus direkt in den Ventrikel hineinragt. Es ist ein Verdienst Edingers, die Morphologie dieses Hirnteils bei den Reptilien und seine Beziehungen zu bestimmten Faserkategorien des Vorderhirns zuerst genauer erforscht zu haben. Man kann darnach am Stammlappen der Reptilien zwei durch verschiedenen Bau und bestimmte Fasergattungen wohlcharakterisierte Abschnitte unterscheiden: der eine, das Corpus striatum, ist mehr in den frontalen, der andere, das Epistriatum, mehr in den kaudalen und lateralen Partien des Stammlappens entwickelt; das Corpus striatum ist weiters durch den Ursprung des basalen Vorderhirnbündels (Tractus strio-thalamicus), das Epistriatum durch die Endausbreitung eines Teiles der Riechstrahlung charakterisiert.

Im Gehirn des Gecko ist dieses Verhalten des Stammlappens und der verschiedene Bau seiner beiden Abschnitte mit besonderer Deutlichkeit zu erkennen. Wesentlich trägt hierzu der Umstand bei, dass die einzelnen Abschnitte des Geckogehirns sich ganz eigentümlich gegenüber der Markscheidenfärbung verhalten, in der Art, dass eine verschiedene Farbennuance in der Tinktion ihres Gewebes nach der Differenzierung zu tage tritt, welche es bedingt, dass die einzelnen Abschnitte, im besonderen die Area olfactoria, der Stammlappen mit seinen beiden Teilen, das Septum und die Region der Ammonsrinde sich sehr scharf und deutlich voneinander abgrenzen.

Der Stammlappen ragt direkt in den Ventrikel hinein. Auf Frontalschnitten erscheint er in einer unregelmässigen dreieckigen Gestalt mit einer lateralen an die Rinde und einer medialen an das Septum anstossenden Wand, die in einer stumpfen Kante ineinander übergehen. Die Basis des Dreieckes geht basalwärts in die Rinde über.

Am Stammlappen kann man zwei Abschnitte unterscheiden, die voneinander durch einen schmalen zellfreien oder zellarmen Gewebssaum getrennt sind. Der dorsal von diesem Saume liegende Abschnitt ist das Epistriatum, der basal liegende das Corpus striatum im engeren Sinne.

Der basale Abschnitt, das Corpus striatum s. str. liegt der Area olfactoria unmittelbar an und auf. Er besitzt basalwärts einen Fortsatz, welcher den unteren Winkel des Seitenventrikels umgreift und in der medialen Hemisphärenwand kaudal vom Septum liegt. Dieser Anteil des Striatum entspricht, wie schon oben angeführt wurde, dem Nucleus septi im Gehirn der Säuger (Taf. 27/30 Fig. 6—12, N. s.). Im Striatum lässt sich ein grosser, annähernd ovaler Ganglienkern erkennen, welcher vom übrigen Gewebe durch eine zellarme Zone abgegrenzt erscheint. Er besteht zumeist aus kleinen, an der dorsalen Peripherie sehr dicht beisammen stehenden Ganglienzellen und ist als Ursprungsstätte des basalen Vorderhirnbündels anzusehen. —

Dorsal vom Striatum liegt das Epistriatum. Dasselbe ist, wie vorhin bemerkt wurde, durch einen schmalen zellfreien oder sehr zellarmen Gewebsstreifen von dem Striatum deutlich abgegrenzt und erscheint auf Frontalschnitten einer Kappe ähnlich dem letzteren aufsitzend. Ventrikelwärts ist die Grenze zwischen beiden Körpern durch einen kleinen, das Striatum überragenden Vorsprung des Epistriatum markiert. Das Epistriatum springt als konvexer Körper mächtig in den Ventrikel vor; es besitzt eine mediale und dorsale Wand und geht lateralwärts in die Hemisphärenwand über.

Das Epistriatum ist sehr reich an grösseren und kleineren Zellen und Zellgruppen. Die ersteren liegen in kleineren und grösseren, lose miteinander zusammenhängenden Nestern und bilden entlang der medialen und dorsalen Wand des Epistriatum

einen breiten kontinuierlichen Zellsaum, welcher unmittelbar unter dem Ventrikelepithel gelegen ist und lateralwärts direkt mit der ventralen Rindenplatte zusammenhängt, resp. in dieselbe übergeht. Dieser breite Zellsaum bildet ein Merkmal im Bau des Epistriatum und wird von den Autoren als Streifenhügelrinde bezeichnet. — Der von diesem breiten Zellsaume eingeschlossene innere Teil des Epistriatum besteht aus kleinzelligen Elementen, die entweder gleichmässig angeordnet oder nur stellenweise zu ganglienartigen Häufchen gruppiert sind. In den kaudaleren Partien, wo der Stammlappen ausschliesslich aus dem Epistriatum besteht, sondert sich innerhalb dieses inneren Teiles ein grosser Ganglienkörper ab, welcher den grössten Teil des Epistriatum und in dessen hintersten Abschnitten dasselbe ausschliesslich einnimmt und mit einem Teile seiner basalen Peripherie frei nach aussen ragt. Die Morphologie dieses Ganglienkörpers, welcher dem Nucleus occipito-basalis von Herrick, resp. dem Nucleus sphaericus von Edinger entspricht, verhält sich im Gehirn des Gecko folgendermassen:

Auf Frontalschnitten zeigt dieser Ganglienkörper (Taf. 31/32 Fig. 17 bis 19, N. sph.) eine längsovale, seitlich beiderseits eingebuchtete, resp. biskuitförmige Gestalt mit etwas breiterem dorsalem und schmälerem basalem Pol. Er ist von einem geschlossenen Kranze grosser, in Gruppen beisammenstehender Ganglienzellen umgeben, welche einen zellarmen Markkern einschliessen. Im hintersten Teile des Epistriatum grenzt der Ganglienkörper lateralwärts fast direkt an den Ventrikelspalt, medialwärts liegt er dicht dem Optikus an und ein Teil seiner basalen Peripherie ragt bis an die Oberfläche vor (vgl. die Abbildungen). Entlang dieser basalen Peripherie sieht man ein markloses Faserbündel von der Optikusgrenze gegen die Ventrikelgrenze des Kerns dahinziehen und alsdann längs des Ventrikelspaltes in dorsaler Richtung eine Strecke weit verlaufen. Der Ganglienkörper ist, allmählich kleiner werdend, bis in die kaudalsten An-

teile des Epistriatum, soweit dasselbe reicht, auf Frontalschnitten zu verfolgen.

Auf Sagittalschnitten erscheint der Ganglienkörper in den ganz lateralen Partien des Epistriatum in rundlicher, in den medialer gelegenen in einer unregelmässigen Form, die ein flaschenförmiges oder retortenförmiges Ansehen hat; die breite Basis ist kaudalwärts, die halsförmige Verlängerung frontalwärts gerichtet und in dieses frontale Ende des Kernes sieht man ein markhaltiges Faserbündel von der Hirnbasis her aufsteigend eintreten (Tractus bulbo-epistriaticus). Auf noch weiter medial gewonnenen Schnitten erscheint wieder die rundliche Form des Ganglienkörpers.

Auf Horizontalschnitten (Taf. 33/34 Fig. 23, N. sph.) endlich erscheint der Ganglienkörper in den dorsalen Partien in fast ganz runder Form mit einem geschlossenen Kreise von ihn umsäumenden Ganglienzellen. Gegen die Basis zu wird die Form eine längsovale, der kreisförmig angeordnete Zellsaum öffnet sich nach oben, der laterale Anteil des Zellsaumes geht über in die Zellenlage der lateralen Rindenplatte, während der mediale Anteil sich in frontaler Richtung allmählich auflöst. Das Mark des Kerns erscheint hier von zarten marklosen Faserbündeln umgeben und aus seinem offenen, oberen Pole sieht man marklose und markhaltige Faserbündel in fronto-lateraler Richtung austreten. Weiter gegen die Basis zu vereinigt sich der Zellsaum wieder zu einem geschlossenen Kranze und der Ganglienkörper ist auch auf Horizontalschnitten bis in die basalsten Anteile des Epistriatum, soweit dasselbe reicht, zu verfolgen.

Das Epistriatum ist die Endstätte von zwei besonderen Fasergattungen und zwar des lateralen Anteiles der Riechstrahlung und der Pars epistriatica der vorderen Kommissur. Die Riechstrahlung anlangend, ist der Verlauf derselben und ihre Einsenkung in das Epistriatum bereits früher beschrieben worden. Der Verlauf des Kommissurenbündels verhält sich folgendermassen:

Die Pars epistriatica der vorderen Kommissur besteht aus einem markhaltigen und einem marklosen Faseranteile (Taf. 29/30 Fig. 15, P. e.). Sie zieht aus der Kommissurengegend als ziemlich starkes Bündel zunächst in lateraler Richtung gegen die mediale Wand des Ventrikels. Hier angelangt, teilen sich die beiden Faseranteile: der markhaltige Teil (blau gefärbt) zieht in gleicher Richtung weiter und dringt von unten her in das Epistriatum ein; der marklose Teil (gelb gefärbt) biegt fast im rechten Winkel nach oben und zieht in dorsaler Richtung hart am medialen Ventrikelrande hinauf zur Kuppe des Epistriatum, wo sich die Fasern verlieren.

Das eigene Faserbündel des Corpus striatum s. str. ist das von Edinger zuerst beschriebene basale Vorderhirnbündel, der Tr. strio-thalamicus. Er entstammt den lateralen Anteilen des Corpus striatum und entwickelt sich wie namentlich Sagittalschnitten zu entnehmen ist aus einem daselbst gelegenen grossen Ganglienkerne, dessen Beschreibung schon früher gegeben worden ist. Die an Kaliber ungleichen Fasern konvergieren, frontalwärts sanft bogenförmig gekrümmt, gegen die Basis zu und sammeln sich daselbst zu einem dicken Bündel, an welches sich die von frontalwärts her kommenden Züge des Tr. fronto-thalamicus anschliessen. Beide Faserzüge vermischen sich nun derart miteinander, dass die einzelnen Bündel nicht auseinander gehalten werden können und ziehen vereint kaudalwärts. Auf diesem Wege überkreuzen sie die Taenia thalami und gelangen in den Thalamus. Die Art und Weise, wie das basale Vorderhirnbündel sich hier verästelt und endet, soll in einer späteren Abhandlung beschrieben werden.

Nicht alle Fasern des basalen Vorderhirnbündels stammen indes aus dem Striatum. Ein Anteil derselben, allerdings nur ein sehr kleiner, stammt wahrscheinlich aus der Rinde und zwar, wie Frontalschnitten zu entnehmen ist, aus dem ventralen Anteile des subkortikalen Marklagers. Man sieht nämlich von

hier aus ein Bündel (Taf. 27/28 Fig. 6,) gegen den Tractus striothalamicus herabziehen und zwar scheinen die Fasern dem subkortikalen Mark der Ammonsrinde zu entstammen. Die Fasern ziehen als zarte Bündel basalwärts und von der medialen Seite her in das basale Vorderhirnbündel ein, fast genau an derselben Stelle, wo der Tr. fronto-thalamicus von der lateralen Seite her sich mit demselben vereinigt. In dem Winkel, wo diese Vereinigung erfolgt, liegt ein grösserer rund-ovaler Ganglienkern.

Tractus fronto-thalamicus. Bei den grossen Reptilienarten (Varanus, Python, fraglicher bei Chelone) beschreibt Edinger einen starken Faserzug, der aus dem frontalen Pol des Mantels entspringt, zum Stammganglion herabzieht und sich dem basalen Vorderhirnbündel anlegend mit diesem vermengt in den Thalamus hinzieht. Dieser als Tractus fronto-thalamicus bezeichnete Faserzug zeigt beim Gecko, einem kleinen Reptil, eine überaus mächtige Entwickelung. Der Verlauf dieses Faserzuges im Vorderhirn des Gecko soll hier im Anschlusse an die Beschreibung des basalen Vorderhirnbündels geschildert werden, nachdem dessen innige Beziehungen zu diesem Bündel soeben gewürdigt worden sind.

Der Tr. fronto-thalamicus entwickelt sich aus der Rinde des frontalen Hemisphärenpols. Entsprechend dem S. coronalis interferiert und vermengt sich der Faserzug einerseits mit der Riechstrahlung, andererseits mit den Tangentialfasern derart, dass ein sehr dichtes plexusartiges Fasernetz zu stande kommt, in welchem die einzelnen Faserkategorien nicht mehr voneinander zu unterscheiden sind. Aus diesem dichten Geflechte zieht der Tr. fronto-thalamicus in dicken starken Bündeln basal- und kaudalwärts. Auf Sagittalschnitten und Frontalschnitten (Taf. 27/28 Fig. 6, T. f. th.) kann der Faserzug nur eine verhältnis mässig kurze Strecke verfolgt werden, da er sich alsbald dem in gleicher Richtung ziehenden basalen Vorderhirnbündel anlegt und mit dessen Fasern vermengt. Auf Hori-


Fig. 20.

zontalschnitten ist der Zug als Ganzes zu übersehen und man sieht demselben auf solchen Schnitten medial von der lateralen Rindenplatte kaudalwärts ziehen. Der grösste Teil des Zuges biegt jedoch mit starken Bündeln ventralwärts in das Striatum ab und man sieht, wie diese Bündel von unten, resp. von kaudalwärts her das grosse Ganglion im Striatum umgreifen, aus welchem das basale Vorderhirnbündel seinen Ursprung nimmt.

III. Hirnmantel und Septum.

1. Hirnmantel.

Der Hirnmantel ist derjenige Teil des Gehirns, welcher die Seitenkammern umschliesst. Seine Wandungen zeigen in verschiedenen Bezirken eine verschiedene Dicke und auch Differenzen im Bau. Am dicksten ist die Wandung dort, wo sich aus ihr die Stammganglien entwickeln, sowie im Bereiche des Septum, bedeutend schwächer über den Kammern, am schwächsten in der kaudalen Fortsetzung des geteilten Septums an der medialen Seite des Nucleus sphaericus, sowie basal am occipitalen Pol der Hemisphaere. Der dorso-laterale Abschnitt des Hirnmantels trägt die Rinde, jenes Organ der psychischen Tätigkeit, das in der Reihe der Vertebraten bei den Reptilien zum erstenmal als morphologisch distinkt nachweisbare Gewebsform auftritt (Ramon y Cajal, Edinger) und dieserhalb eine eingehendere Besprechung erfordert.

Die Mantelrinde lässt nach der älteren Einteilung Edingers, die seither mehrfach bestätigt worden ist, folgende Schichten von aussen nach innen erkennen: 1. Molekularschicht; 2. Kortikalschicht; 3. Subkortikalschicht; 4. Marklager; 5. Ventrikelependym.

Ad. Meyer unterscheidet über der dorsalen Mantelzone folgende Schichten: 1. eine äussere Gliaschicht, die stellen-

weise in zwei Schichten differenziert ist; 2. eine breitere hellere Zone, die durch eine leicht angedeutete radiäre Struktur auffällt; 3. die Ganglienzellenschicht, die sich lateral gabelig teilt und eine Zellreihe gegen die Oberfläche schickt und eine zweite Zellreihe mehr ventrikelwärts gegen eine zerstreute Zellreihe hin, die eine Anhäufung von Zellen zu sein scheint, wie man sie in der inneren Neurogliaschicht findet; 4. die eben erwähnte innere Neurogliaschicht, die mehr Zellen aufweist als diejenige der medialen Zone; 5. das Ventrikelependym.

Gegenüber der medialen Zone ist festzuhalten, dass bloss die äussere Gliaschicht der beiden ohne Unterbruch ist, dass aber die zweite, dritte und vierte Schicht der dorsalen Zone in die vierte Schicht, d. h. in die innere Neurogliaschicht übergehen und ähnlich verhält es sich in der lateralen Gruppe, resp. Zone. —

Die Rinde tritt im Reptiliengehirn nicht als gleichmässige, über die ganze Manteloberfläche ausgebreitete Zelllage, sondern in Form von Zellplatten auf, die über mehr oder weniger grosse Territorien des Mantels ausgebreitet sind. Edinger hat drei, resp. vier solcher Rindenplatten unterschieden: 1. die medio-dorsale Platte (Ammonsrinde), welche die ganze mediale Hemisphärenwand einnimmt und auch auf die dorsale Oberfläche eine Strecke weit übergreift; 2. die dorsale Platte und 3. die laterale Platte, welche die entsprechenden Gegenden der Hemisphäre einnehmen. Diesen drei Rindenplatten hat derselbe Autor noch eine vierte, die frontale Platte angereiht, welche als unmittelbare Fortsetzung der Lobusrinde den frontalen Hemisphärenpol überzieht (Rinde des Conus frontalis pallii).

Im Vorderhirn des Gecko kommt zu den erwähnten Rindenplatten noch eine ventrale Rindenplatte hinzu, deren Anlage auch schon bei anderen Reptilienarten wahrgenommen

werden kann, beim Gecko hingegen besonders ausgeprägt in die Erscheinung tritt (Textfig. 4 C. v.). Eine besonders differenzierte Rinde des Conus frontalis pallii jedoch ist beim Gecko nicht vorhanden.

Es sind demnach folgende Rindenplatten im Vorderhirn des Gecko nachweisbar:

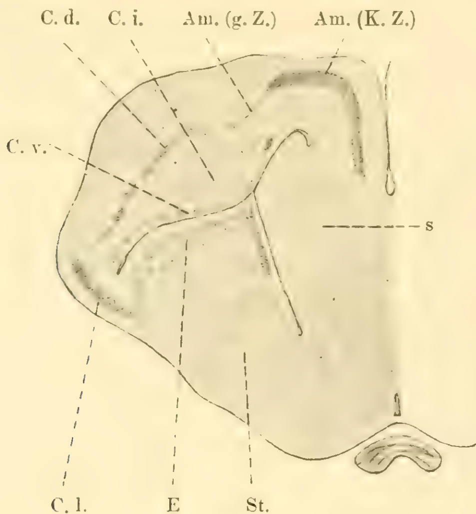


Fig. 4.

Frontalschnitt im Niveau des Epistriatum (E.) St. Striatum. S. Septum. C. i. Intermediäres Zellstratum. C. l. Cortex lateralis. C. v. Cortex ventralis. Am. (g. Z.) Ammonsrinde (grosse Zellen) Am. (k. Z.) Ammonsrinde (kleine Zellen).

1. die medio-dorsale Rindenplatte (Ammonsrinde);
2. die dorsale Rindenplatte;
3. die laterale Rindenplatte;
4. die ventrale Rindenplatte.

Diese Rindenplatten zeigen folgende Topik:

Über diese Topik geben Frontalschnitte an Zellfärbungspräparaten den besten Aufschluss. Dieselben lehren: In der Nähe des frontalen Hemisphärenpols (Textfig. 5 und 6) sind drei Rindenschichten zu sehen: eine äussere (a), eine innere (i) Molekularschicht und zwischen beiden das kleinzellige Band der

Ammonsrinde (Am. k. Z.). Entsprechend der Zone, wo auch der grosszellige Anteil der Ammonsrinde bereits in den Schnitt fällt (Am. g. Z.), findet sich die gleiche Schichtung, nur erscheint die äussere Molekularschicht im Bereiche des grosszelligen Streifens verbreitert (Textfig. 6), die Schicht der Pyramidenzellen dünn. Noch weiter hinten, wo auch schon die dorsale und ventrale Rindenplatte getroffen sind (Textfig. 4), präsentieren sich

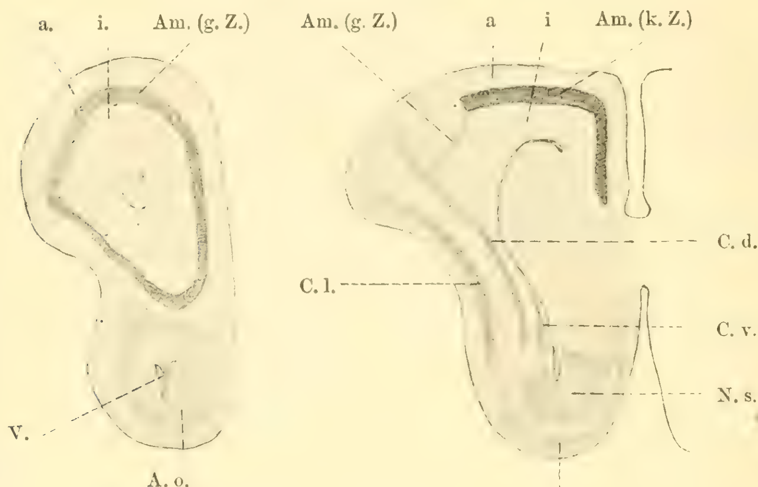


Fig. 5.

Frontalschnitt in der Nähe des Hemisphärenpols. Am. Ammonsrinde. a. äussere, i. innere Molekularschicht. A. o. Area olfactoria. V. o. Ventriculus olfactorius.

Fig. 6.

Frontalschnitt im Niveau des Nucleus septi (N. s.). C. l. Cortex lateralis. C d. Cortex dorsalis. C. v. Cortex ventralis. A. o. Area olfactoria. Am. Ammonsrinde. a. äussere, i. innere Molekularschicht

die Schichtungsverhältnisse entsprechend der medio-dorsalen Rindenplatte wie oben. — Im Bereiche der anderen Rindenplatten erscheinen: a) eine äussere Molekularschicht, b) die Zellplatte, bestehend aussen aus der dorsalen (Cd), innen aus der ventralen Rindenplatte (Cv) und zwischen beiden c) die intermediäre Zellschicht (Ci), welch' letztere in der Fortsetzung der inneren Molekularschicht gelegen ist. In dieser Form setzt

sich die Schichtung bis an den hinteren Hemisphärenpol fort und in der Zone, entsprechend dem dorsalen Ende des Nucleus sphaericus, wo die Rinde wesentlich verdünnt erscheint, findet sich überhaupt nur mehr zellige Rinde, deren Elemente in die des Nucleus sphaericus übergehen. —

Über die Dickenverhältnisse der einzelnen Wandabschnitte und Rindenplatten habe ich eine Reihe von Messungen angestellt und bei denselben an einem Exemplar und in einer bestimmten Zone nachstehende Zahlen erhalten:

Äussere Molekularschicht	100 μ
Wand entsprechend dem grosszelligen Anteil der Ammonsrinde vorne	290 „
Wand entsprechend dem kleinzelligen Anteil der Ammonsrinde vorne	90 „
Innere Molekularschicht	150 „
Marklager bis zum Ventrikelepithel	105 „
Ammonshornformation	30 „
Ventrale Rindenplatte	40 „
Dorsale Rindenplatte oben	30 „
„ „ unten	60 „
Intermediäre Zellschicht	175 „
Laterale Rindenplatte	60 „

1. Die medio-dorsale Rindenplatte (Ammonsrinde nach Spitzka (24) und Edinger). Dieselbe nimmt die ganze mediale Wand der Hemisphäre ein. An der medialen Mantelkante greift die Platte auf die konvexe Hemisphärenwand über, setzt sich in derselben eine Strecke lateralwärts fort und endet hier scharf abgesetzt. Am Stirnende der Hemisphäre findet sich die medio-dorsale Platte auch an der basalen Wand derselben (Textfig. 5 und Taf. 27/28, Fig. 5), so dass an dieser Stelle die Ammonsrinde um die Hemisphäre ringsherum angeordnet erscheint. Am occipitalen Pole reicht der dorsale Anteil der Platte

etwas weiter lateralwärts; der grössere Teil der lateralen Hemisphärenwand ist jedoch frei von Ammonsrindenformation.

Vor dem Striatum schliessen die Zellen der Ammonsrinde an der konvexen Hemisphärenwand an die ventrale Rindenplatte an und durch diese indirekt an die Area olfactoria. Die Abgliederung der Ammonsrinde erfolgt erst weiter hinten, wo sie durch einen zellfreien Spalt von der dorsalen Rindenplatte getrennt ist.

Die medio-dorsale Rindenplatte erscheint gegen das Septum scharf abgesetzt. Das kleinzellige Band mit der inneren Molekularschicht grenzen an das Marklager der Hemisphäre an, die äussere Molekularschicht hingegen an jenen Teil des Septum, welcher durch die markhaltige Commissura pallii anterior und die marklose Mantelkommissur von diesem abgetrennt wird und eine Leiste bildet, in welcher der Fasciculus cortico-parolfactorius verläuft. Hinter dem Septum folgt ventral von der Ammonsrinde jener Teil der medialen Hemisphärenwand, die Edinger als Fornixleiste bezeichnet hat. Diese verkleinert sich nach hinten hin und dementsprechend verbreitert sich die mediodorsale Rindenplatte und lässt eine Ausbiegung erkennen. —

Die medio-dorsale Rindenplatte lässt auch beim Gecko zwei Anteile unterscheiden: einen medialen grösseren, aus kleinen Zellen bestehenden und einen dorsalen kleineren, aus grossen Zellen bestehenden Anteil. Der mediale Anteil erscheint als ein breites, regelmässig angeordnetes und aus einer mehrfachen Lage kleiner, aber dicht und geschichtet stehender Zellen bestehendes, scharf abgegrenztes Band. Dieses kleinzellige Band, das sich vorne bis in den frontalen Pol der Hemisphäre hinein erstreckt, greift auf die dorsale Partie der konvexen Hemisphärenfläche über und an dieses Ende schliesst sich direkt der aus grossen Zellen bestehende Anteil der Rindenplatte an. Der grosszellige Anteil erscheint gegen den kleinzelligen, trotz des direkten An-

schlusses, ziemlich scharf abgesetzt; nirgends findet an der Berührungsstelle eine Vermengung der beiden Zellarten statt.

Auf Horizontalschnitten ist dies sehr deutlich zu sehen. Verfolgt man solche in kranio-kaudaler Richtung, so zeigt sich, dass auf den ersten Schnitten der kleinzellige Anteil der Ammonsrinde (Fascia dentata der Autoren) sowohl an der medialen wie an der lateralen Wand in Form eines geschlossenen Ringes erscheint (Textfig. 7). Dem lateralen Abschnitte schliessen



Fig. 7.

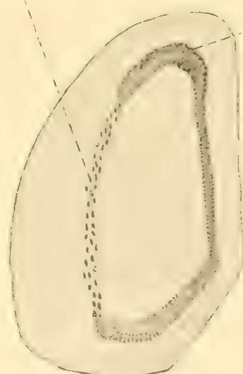


Fig. 8.

Figuren 7 und 8.

Horizontalschnitte durch die dorsale Oberfläche der Hemisphäre. Grosszelliger Am. (g. Z.) und kleinzelliger Am. (K. Z.) Anteil der Ammonsrinde.

sich alsbald an der Aussenseite grosse Ganglienzellen an. Allmählich verschwindet dieser laterale Anteil des kleinzelligen Bandes, während der grosszellige Anteil der Ammonsrinde (Ammonshorn im engeren Sinne), dessen Zellen sich inzwischen an Zahl vermehrt haben, eine Zellplatte bilden, welche die Enden des kleinzelligen Bandes der Ammonsrinde an der konvexen Hemisphärenwand miteinander verbindet (Textfig. 8). Tiefer unten erscheint dieser grosszellige Streifen unterbrochen, so dass derselbe vorne wie hinten einen ver-

schieden langen Anhang des kleinzelligen Bandes der Ammonsrinde bildet.

Den kleinzelligen Anteil hat Brill (Ad. Meyer l. c.) als gleichwertig der Fascia dentata im Gehirn der Säugetiere hingestellt. Im Falle dies richtig sein sollte, so würde das Ammonshorn, wie ich schon hervorgehoben habe und wie auch Levi (46) annimmt, nur durch den grosszelligen Anteil der medio-dorsalen Rindenplatte vertreten sein.

Der grosszellige Anteil der medio-dorsalen Rindenplatte wird von den Autoren zur Ammonsrinde gezählt. Am bestimmtesten hat sich diesbezüglich Ad. Meyer ausgesprochen, welcher an der Ammonsrinde eine kleinzellige und eine grosszellige Portion unterscheidet, während Edinger in seiner Beschreibung als charakteristisch für die Ammonsrinde nur die Kleinheit der zelligen Elemente hervorhebt. Die Ammonshornformation baut sich demnach aus zwei wesentlich verschiedenen Anteilen (Ammonshorn und Fascia dentata) auf und man darf erwarten, dass dieselben auch hinsichtlich ihrer funktionellen Leistungen Unterschiede aufweisen. —

2. Die dorsale Rindenplatte (Textfig. 4). Dieselbe erscheint in ihrem vorderen Anteile klein und kurz und bildet mit der mediodorsalen Platte einen Winkel.

Weiter nach hinten verfolgt, liegt sie, inzwischen länger und stärker geworden, in der Verlängerung der medio-dorsalen Platte, von der sie, wie auch Edinger angiebt, durch einen zellfreien Spalt getrennt ist. Ganz hinten schliesst die dorsale Platte an die ventrale und die Ammonsrinde an, lässt sich aber von denselben durch den Grössenunterschied der Zellen leicht abgrenzen. Die Zellen der dorsalen Platte sind nämlich grösser, als die der ventralen und lateralen Platte und mehr ähnlich dem grosszelligen Anteile der medio-dorsalen Rindenplatte. Ihrer Verlaufsrichtung nach zieht die dorsale Rindenplatte in lateraler Richtung ziemlich parallel mit dem Ventrikelspalt, soweit der-

selbe reicht, biegt dann kaudalwärts ab und ist auf Frontalschnitten etwa bis zur Basis des Epistriatum, auf Horizontalschnitten bis in den occipitalen Teil des Mantels als dünne Zellplatte zu verfolgen.

3. Die laterale Rindenplatte (Textfig. 4, Taf. 31/32, Fig. 16—19). Sie liegt lateral von der vorigen und näher der Oberfläche, nimmt die Aussenseite des Hirnmantels zwischen dem frontalen und occipitalen Hemisphärenpol ein und zeigt stellenweise einen geschichteten Bau. Etwa im Niveau der Basis des Epistriatum geht diese Rindenplatte in die kontinuierliche Zellenlage über, welche das Epistriatum umgrenzt. Frontalwärts und in der Nähe der Hirnbasis ist die laterale Rindenplatte, wie schon vorhin bemerkt wurde, direkt in die Rinde des Lobus olfactorius zu verfolgen.

4. Die ventrale Rindenplatte (Textfig. 4, Taf. 31/32, Fig. 16—18). Dieselbe liegt ventral von der dorsalen und innen von der lateralen Platte, unmittelbar über der dorsalen Ventrikelwand, entlang welcher sie lateralwärts bis zur Grenze des Ventrikels zieht, dann ventral einbiegt und in zusammenhängende Verbindung mit der analogen Zellenlage im Epistriatum tritt. Die ventrale Rindenplatte besteht aus kleinen Zellen, die vorne zunächst einen Zellstreifen bilden, den man auf Frontalschnitten etwa im Niveau, wo das Striatum in den Seitenventrikel vorspringt, in einen grösseren Zellhaufen und weiter hinten in eine lange Reihe von zu Häufchen und Nestern angeordneten Zellen übergehen sieht. Die Zerlegung der Platte in Zellhäufchen und Zellnester wird durch die Züge des Marklagers bedingt, deren Faserbündel die Platte mehrfach durchsetzen. Zwischen der ventralen und dorsalen Rindenplatte findet sich eine breite Zone mit zerstreut liegenden grösseren Zellen eingeschoben (intermediäres Zellenstratum), welche gegen den occipitalen Teil des Mantels zunächst an Zahl zunehmen, so dass die ventrale und dorsale Rindenplatte mit jenem intermediären Zellstratum

eine Zellenmasse bilden, deren äussere und innere Partie aus dichter zusammengefügten Zellelementen besteht. Ganz hinten hören endlich die Zellhäufchen der ventralen Platte auf, desgleichen auch die dichtere Fügung der Zellen an der freien Fläche der Platte und dieselbe schliesst an die medio-dorsale Rindenplatte an.

2. Septum.

Bei Beschreibung der medialen Wand der Hemisphäre wurde als Septum derjenige Wandabschnitt bezeichnet, welcher zwischen Area parolfactoria und der Mantelrinde gelegen ist. Die dorsale Begrenzung dieses Wandgebietes wird durch eine Furche gebildet, welche vom occipitalen Pole des Hirnmantels längs des ventralen Randes der Ammonsrinde bogenförmig frontalwärts zieht. Entlang dieser Furche verläuft im dorsalsten Teile des Septums das bereits beschriebene sagittale Längsbündel (Fasciculus cortico-parolfactorius); in ihrer Verlängerung vom occipitalen Pole ventralwärts verdünnt sich der Hirnmantel allmählich zur seitlichen Adergeflechtsfalte. Diese Furche entspricht, wie im Gehirn der übrigen Reptilien, der Bogenfurche des Septums, Fissura arcuata septi Edinger's.

Das Septum ist im Vorderhirn des Gecko überaus mächtig entwickelt, überragt, wie namentlich Frontal- und Horizontalschnitte zeigen, das Striatum beträchtlich und erscheint in jeder Hemisphäre als ein grosses ovales Ganglion in der medialen Wand, welches frontalwärts mit dem frontalen Teile des Mantels, resp. der Ammonsrinde, kaudalwärts mit dem occipitalen Teile dieser Rinde im Zusammenhange steht und lateral an den Ventrikel grenzt. Die grössere Hälfte der lateralen Septumswand erscheint, weil das Striatum derselben anliegt, abgeplattet, resp. eingedrückt.

In seiner frontalen Partie erscheint das Septum zellenarm und die Zellen selbst sind nicht so dicht angeordnet, als z. B. im Stria-

tum und im Nucleus septi; in den kaudalen und lateralen Partien wird das Gewebe immer reicher an Zellen, die zumeist Pyramidenform haben. Von einer Schichtung dieser Zellen ist weiter nichts zu bemerken. Das hintere Ende des Septums geht in jenen Teil der Hemisphärenwand über, welchen Edinger als Fornixleiste bezeichnet hat und der sich, wie schon bemerkt, nach hinten verjüngt. In dem dickeren Anteile desselben stimmt der Bau mit jenem der anderen Septumspartien überein, während der dünnere Anteil sehr arm an zelligen Elementen ist.

Das Septum ist durch die Gegenwart einer marklosen Kommissur ausgezeichnet, welche ich als Commissura septi bezeichnen werde und welche ich bei keiner anderen der bisher untersuchten Reptilienarten gesehen habe (Taf. 27, 28 Fig. 8—12, C. s.). Auch enthält meines Wissens die Litteratur keine Angabe über eine solche Verbindung.

Die nähere Untersuchung dieser Commissura septi ergiebt folgendes:

Wie Frontalschnitte am deutlichsten zeigen, schliessen an den vorderen Anteil der marklosen Mantelkommissur (S. 331) gleichfalls marklose Faserbündel an, die sich zum grössten Teil entsprechend der Medianlinie kreuzen und in das Septum eintreten. Basalwärts, wo die Commissura septi bereits gut entwickelt ist, sind die Bündel zu sehen, die im Bogen von einer Seite zur anderen ziehen, so dass die Annahme, es seien hier wirkliche Commissurenfaser vorhanden, viel Wahrscheinlichkeit für sich hat.

Man sieht ferner an frontalen und an Horizontalschnittserien, dass die beiden Septa in den kranialen, resp. dorsalen Partien zunächst durch die breiten Markbündel des Fasciculus cortico-parolfactorius begrenzt sind. Alsbald werden an mehreren Stellen kurze, marklose, quer oder auch schief gegen die Medianlinie zu verlaufende Faserbündel jederseits im Septumgewebe sichtbar, welche die Mittellinie überschreiten, speichenartig ineinander-

greifen und die beiden Septa miteinander verbinden. Man sieht überdies, dass die kurzen marklosen Querbündel in den kaudaleren Partien des Septums nach und nach verschwinden und bloss eine schmale, halbmondförmige, basalwärts konkave, marklose Schleife eine Strecke weit bestehen bleibt. Und endlich beobachtet man, dass die Commissura septi in den kranialen, resp. frontalen Partien unmittelbar an eine marklose Mantelkommissur anschliesst, resp. mit derselben ein Continuum bildet und dass diese marklose Mantelkommissur mit der Rindenstrahlung der markhaltigen Commissura pallii anterior nach beiden Seiten in das Marklager der Hemisphären einstrahlt (Taf. 27/28, 33/34, Fig. 12, 21, 22, M. C.).

IV. Faserzüge in der Rinde und im Septum.

Das Vorderhirn des Gecko, namentlich das der grösseren Arten, ist sehr reich an markhaltigen Fasern. Allein auch die marklosen Faserzüge, im besonderen die Kommissurenfasern, sind derart stark und reich entwickelt, dass sie ohne Zuhilfenahme spezieller Methoden, schon bei der gewöhnlichen Markscheidenfärbung, soferne die Differenzierung nicht nach der Palschen Modifikation, sondern nach den ursprünglichen Angaben Weigerts (Borax-, rote Blutlaugensalzlösung) vorgenommen wird, wenigstens was die gröberen Äste anbelangt, in sehr distinkter Weise hervortreten.

Eine Anzahl markhaltiger und markloser Faserzüge des Vorderhirns ist bereits in früheren Kapiteln dieser Abhandlung beschrieben worden. Die Faserkategorien, die nunmehr, im unmittelbaren Anschlusse an die Beschreibung der Rinde und des Septums geschildert werden sollen, sind in Bezug auf ihren Ursprung, ihre Anordnung und ihren Verlauf im Gehirn des Gecko vergleichend-anatomisch besonders lehrreich und von hohem Interesse. Es sind folgende drei Faserkategorien:

1. Das System der Tangentialfasern;
2. die Hirnkommissuren und
3. der Fornix.

1. Das System der Tangentialfasern.

In den von Rinde bedeckten Mantelgebieten des Reptiliengehirns findet sich nach den Angaben der Autoren bei allen untersuchten Arten eine mehr oder weniger dichte Lage feiner markloser oder markhaltiger Nervenfasern, die als Tangentialfaserschichte bezeichnet wird. Dieselbe ist, wie Ad. Meyer bemerkt, in den nasalen Rindenpartien zuerst da deutlich, wo die Pyramidenschicht an die äussere Gliaschicht reicht und besteht dort aus sehr spärlichen Fäserchen, welche medialwärts rasch verschwinden; weiter nach hinten wird der faserführende Teil der Gliaschicht breiter, um endlich gegen den Unterlappen hin den grössten Faserreichtum aufzuweisen. Immer ist das laterale Ende des Zellbandes am stärksten mit Fasern besetzt. Dieselben fallen nur kurz in den Schnitt und lassen sich nicht aus der Gliaschicht hinaus verfolgen. Da also ein Übergang in den „Stabkranz" fast fehlt und die Fasern nasalwärts immer spärlicher werden, somit mit dem Tractus olfactorius nichts zu thun haben, werden wir dieselben am ehesten als Associationsfasern betrachten dürfen.

Nach Edinger sind die Tangentialfasern bei allen kleinen Reptilienarten fast durchwegs marklos. Bei den grösseren Arten, resp. bei der Natter, bei Varanus, bei Lacerta ocellata und bei den ganz grossen Schildkröten, ferner bei Python fand er viele markhaltige zwischendurch. Sie sind an den verschiedenen Gebieten des Mantels sehr verschieden stark entwickelt. Am mächtigsten fand er sie über der dorso-medialen und über der dorsalen Rindenplatte ausgebildet; sie liegen hier im Bereiche der äusseren Molekularschicht der Rindenplatte und bilden sehr feine plexusartige Nervennetze, in welche sich in den frontalen

Mantelgebieten zum grossen Teil die Züge der Riechstrahlung (Tractus bulbo-corticales) verlieren.

Im Vorderhirn des Gecko zeigen nun die als Tangentialfasern bekannten Fasergeflechte eine überaus mächtige Entwickelung. Sie sind hier über die ganze Oberfläche des Hirnmantels verbreitet, vorzugsweise aber über der medio-dorsalen Wand, resp. über der Ammonsrinde und bestehen der Hauptmasse nach aus markhaltigen Fasern. In den frontalen Partien des Mantels ist das tangentiale Fasergeflecht rings um die Ammonsrinde herum angeordnet (Taf. 27/28 Fig. 5. Tg.). Die Tangentialfasern bilden hier in der äusseren Molekularschichte der Ammonsrinde einen dichten Plexus, welcher bis an die geschichtete Zellenlage dieser Rinde heranreicht. Von diesem Plexus ziehen radiär feine Zweigchen in die geschichtete Zellenlage hinein, durchdringen dieselbe und bilden ventralwärts von ihr abermals einen dichten Plexus sehr feiner markhaltiger Fasern. In der basalen Wand erscheinen sie deutlich der Länge nach getroffen. Weiter hinten, wo das Zellband der Ammonsrinde im basalen Teile des frontalen Poles nicht mehr vorhanden ist und im Anschluss hieran treten sie im konvexen Teil der Rinde zu einem dichten Bündel zusammen und in der medialen Wand bilden sie senkrecht absteigende Längszüge, die bis zur Bogenfurche herabreichen. Noch weiter hinten verlaufen die Tangentialfasern im Bereiche der medio-dorsalen Rindenplatte in zwei verschiedenen Richtungen und zwar einerseits in der Richtung gegen die mediale Wand und andererseits entgegengesetzt, entlang der konvexen Hemisphärenwand. Der erstgenannte mediale Zug (Taf. 27/28 Fig. 6, Tg.), an Frontalschnitten senkrecht getroffen, liegt über dem kleinzelligen, geschichteten Zellbande der Ammonsrinde und begiebt sich in die mediale Wand, in welcher er im Bereich der Bogenfurche bis zu ihr verfolgt werden kann. Hier erscheinen die Fasern des Zuges quer abgeschnitten und stossen an das Marklager der Hemisphäre. Über den weiteren Verlauf geben mediane Sagittal-

schnitte näheren Aufschluss: man sieht viele der Fasern, die sich nirgends zu Bündeln vereinigen, in die Wand der Bogenfurche eintreten und hier, im Winkel zwischen dem Fasciculus cortico-parolfactorius, dem Marklager und der Rinde ein Faserwerk bilden, dessen Elemente in horizontaler Richtung dahinziehen. Im Bereiche der Commissura pallii anterior ist dieser Anteil der Tangentialfasern nur mehr schwach ausgeprägt und im hinteren Hemisphärenpol scheinen sie ganz zu fehlen, wenigstens ist an meinen Präparaten von markhaltigen Fasern dieser Art hier nichts mehr zu sehen.

Der zweite in der konvexen Hemisphärenwand verlaufende Anteil der Tangentialfasern (Taf. 27/28 Fig. 7, Tg.) verdichtet sich zu einem starken Bündel, welcher an der Grenze zwischen dem grosszelligen Streifen der Ammonsrinde und der dorsalen Rindenplatte in die tieferen Lagen der Molekularschichte umbiegt und sich hier fächerartig ausbreitet. An Frontal- und Horizontalschnitten sieht man die Elemente dieser Ausbreitung ventralwärts bis nahe an den Seitenventrikel hinziehen und hier einerseits mit den lateralen Verästelungen des subkortikalen Marklagers, andererseits mit Fasern zusammenstossen (sehr deutlich namentlich im Sulcus coronalis), die teils dem Tractus frontothalamicus, teils dem basalen Vorderhirnbündel angehören.

Stellenweise dringen Elemente der Tangentialfasern, wie ich schon vorhin bemerkt habe, in den kleinzelligen Anteil der Ammonsrinde, in das geschichtete Zellenband, ein. Ob sie hier endigen, bleibt fraglich, desgleichen, ob zwischen ihnen und den Fasern der Commissura pallii anterior, die auch bis in diesen kleinzelligen Anteil der Ammonsrinde verlaufen, ein Zusammenhang besteht.

2. Die Hirnkommissuren.

Im Gehirn der bisher untersuchten Reptilienarten finden sich nach den Angaben der Autoren, namentlich Edingers,

zwei Kategorien von Kommissuren, die nach dem letztgenannten Autor als Kommissuren des Mantels und als Kommissuren des Stammes unterschieden werden und von denen die erstgenannte kurzweg auch als obere, die letztgenannte auch als untere Kommissur bezeichnet wird. Zu den Kommissuren des Mantels rechnet Edinger die Commissura pallii anterior und die Commissura pallii posterior, zu den Kommissuren des Stammes die Commissura anterior, die er aus drei Anteilen zusammengesetzt sein lässt: aus einem Ramus transversus corticalis, der in das ventrale Gebiet der lateralen Rinde, einen Ramus epistriaticus, der in das Epistriatum, und einen Ramus olfactorius, der von der medialen Rinde zum Riechlappen zieht, dessen Zugehörigkeit zum Kommissurensystem jedoch von anderen Autoren angezweifelt wird. Diese Einteilung Edingers in Mantelkommissuren und Stammeskommissuren erscheint, wie hier gleich bemerkt werden mag, nicht sehr glücklich gewählt, indem wie schon aus der Schilderung Edingers selbst hervorgeht, die als Stammeskommissur bezeichnete Commissura anterior zum grösseren Teile in Abschnitte des Hirnmantels einstrahlt.

Was die topographische Lage dieser Kommissuren, ihre Verlaufsrichtung und Zusammensetzung im allgemeinen anbelangt, will ich vorweg bemerken, dass dieselben im kaudalen Gebiete der Hemisphäre gelegen sind und zwar liegt, wie namentlich an medianen Sagittalschnitten ersichtlich ist, die Commissura anterior am meisten ventral, die Commissura pallii posterior am meisten dorsal im Bereiche des Velum transversum, während die Commissura pallii anterior dorsal von der erstgenannten Kommissur lagert. Diese Kommissuren verbinden einerseits Teile des Stammlappens untereinander, andererseits diese selbst mit der Hirnrinde und dem Riechapparate und bestehen teils aus markhaltigen teils aus marklosen Faserbündeln.

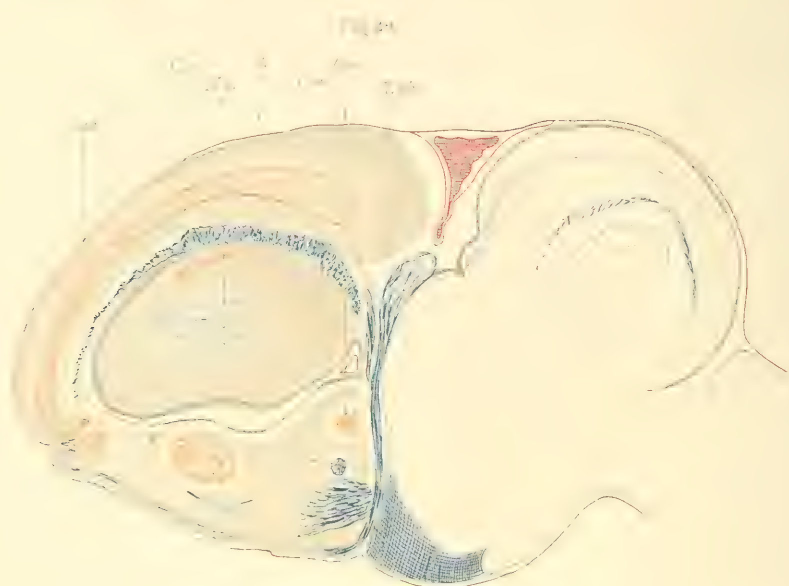

T.str.th.



Fig. 26.

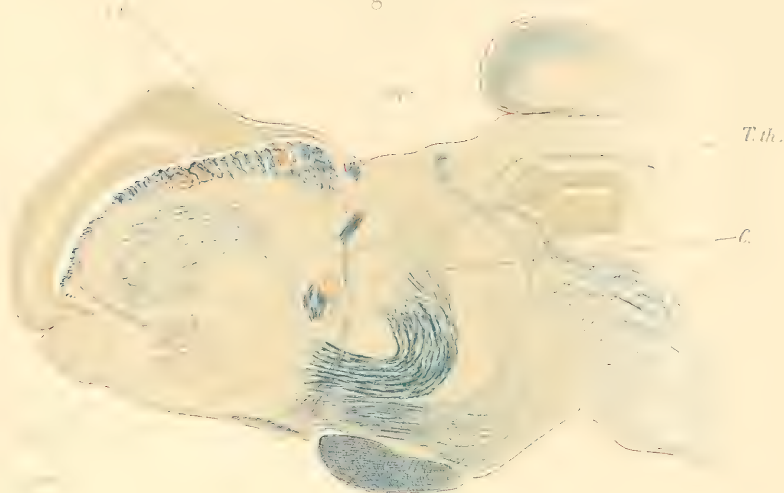


Fig. 27.



Autor. ... ig.

Eine Reihe von Forschern hat sich seit Stieda (4), der zum erstenmal ein Reptiliengehirn (Testudo midas) monographisch bearbeitet hat, mit der Anordnung und den Bestandteilen dieser Faserzüge im Reptiliengehirn beschäftigt und ihren Ursprung und Verlauf, sowie ihre morphologische Bedeutung mehr oder weniger eingehend diskutiert. Eine völlige Übereinstimmung und Klärung in den Ansichten der verschiedenen Autoren steht indes zur Zeit noch aus und es mag daher gerechtfertigt erscheinen, wenn ich, bevor ich das Verhalten dieser Kommissuren im Gehirn des Gecko beschreibe, vorerst einen kurzen historischen Überblick über den dermaligen Stand der ganzen Frage vorausschicke. —

Wie soeben angeführt worden, hat zuerst Stieda diese Kommissuren bei Reptilien beschrieben und als Commissura loborum bezeichnet. Er sagt darüber folgendes: „Eine Commissura loborum findet sich in dem die vorderen Abschnitte der medialen Wand verbindenden Hirnteil, der Lamina terminalis. Die Kommissur besteht aus zwei Teilen: der eine Teil bildet einen Halbkreis, dessen Konvexität nach hinten, dessen Konkavität nach vorne gerichtet ist, die beiden Enden des Bogens ziehen in die mediale Wand der Lobi hemisphaerici hinein. Der andere Teil hat eine mehr quere Richtung, die Enden derselben verlieren sich seitlich in den basalen Abschnitten der beiden Lobi hemisphaerici. Beide Teile der Kommissur liegen nicht in einer und derselben Horizontalebene, sondern der gekrümmte Teil liegt oberflächlicher als der quere. Der untere quere Teil der Kommissur dürfte der sogenannten Commissura anterior, der obere gekrümmte dem Corpus callosum im Gehirn der Säugetiere zu vergleichen sein.“

Rabl-Rückhardt (6) widerlegt diese Deutung Stiedas, weil der Balken nicht in der Lamina terminalis verlaufen kann und bezeichnet die obere Kommissur, die er beim Alligator wieder gefunden, als Commissura pallii anterior. Rabl-

Rückhardt hat diese obere Kommissur später auch bei Python gefunden, wo sie verhältnismässig schwach entwickelt ist und die Commissura anterior, sowohl hier, wie schon früher bei Psammosaurus terrestris, in der Medianebene einfach, seitlich in zwei Teile getrennt gesehen: in einen basalen Teil, der in der Medianebene kreuzend, in den Riechlappen (Pars olfactoria) und in einen dorsalen Teil, der in den Stammlappen sich einsenkt (Pars temporalis). Ausserdem fand Rabl-Rückhardt bei Psammosaurus noch eine Kommissur, die er Fornixrudiment nennt, weil sie die hinteren Teile der Hemisphärenwand, die dem Ammonshorn gleichgestellt werden können, miteinander verbindet. Er sagt von ihr, sie liege hinter dem Foramen Monroi, überbrücke als schmaler Faserzug den Spalt des dritten Ventrikels und senke sich in denjenigen Teil der medialen Mantelwand ein, der zur Bildung des rudimentären Schläfenlappens ventralwärts hinabsteigt und zwar unmittelbar neben einer wulstartigen, in den Seitenventrikel einspringenden Verdickung dieser Wand, die man dem embryonalen Hippocampus der Säugetiere vergleichen müsse. Danach fasste er die Kommissur zutreffend als „ein Rudiment der transversal verlaufenden Faserzüge des hinteren Teiles des Fornix“ auf, also als eine hintere Hippocampus-Kommissur oder ein Psalterium posterius. Ad. Meyer benannte dieses Fornixrudiment als hintere Mantelkommissur und auch Edinger führt sie als Commissura pallii posterior an. Sie ist nicht bei allen Reptilienarten vorhanden.

Die gleiche Anschauung wie Stieda vertraten Spitzka, Osborn und C. L. Herrick.

Sehr eingehend hat sich namentlich Osborn (11) mit den Kommissurenzügen der niederen Vertebraten, speziell mit denen des Reptiliengehirns beschäftigt. Er versucht zu zeigen, dass das obere Kommissurenbündel, die Commissura pallii anterior, bei Amphibien und Sauropsiden dem Corpus callosum, das

untere der Commissura anterior im engeren Sinne entspreche. Er sagt: Das obere Bündel ist viel breiter, es teilt sich in einen breiteren vorderen Teil und in einen schmäleren hinteren Teil. Der erstere ist das eigentliche Corpus callosum, das in die Hemisphärenmassen eindringt, der hintere verläuft längs des Foramen Monroi zwischen dem Ependym und der grauen Substanz, wobei sich die Fasermengen immer mehr vermindern. Es ist wahrscheinlich, dass dieser Teil dem Kommissurenteil des Fornix entspricht. Das untere Bündel, dessen Verlauf schwierig zu verfolgen ist, spaltet sich in zwei Teile; einen hinteren unteren, welcher der Pars temporalis und einen vorderen oberen, welcher der Pars olfactoria entspricht. — Bei Tropidonotus speziell findet Osborn eine vollständig entwickelte Commissura anterior, ein Corpus callosum und einen diese beiden verbindenden Faserzug, der nach Osborn wahrscheinlich der Fornix ist.

Die Angaben Osborn's bezüglich des oberen Kommissuren bündels, denen sich u. a. auch Edinger in seiner ersten Mitteilung (1886) angeschlossen hat, sind nicht ohne Widerspruch geblieben. Ad. Meyer (33), welcher sehr gründlich die Bestandteile der Commissura anterior untersucht hat, findet keine wirklichen Kommissurenfasern der medialen Mantelwand, die der Commissura pallii anterior, resp. dem Corpus callosum Osborns entsprechen und bemerkt, dass, was man bei Reptilien als Balken bezeichnet, anderen Systemen angehöre, sowie dass man ohne Hülfe von Degenerationsmethoden in der Angabe der Befunde sehr vorsichtig sein müsse. Diesem Urteile Meyers schliessen sich, neben Rabl-Rückhardt und Elliot Smith, neuerdings auch Edinger (1896) an, der letztere noch mit der besonderen Begründung, dass, da an der medialen Seite des Hirnmantels der Reptilien, wie er nachzuweisen glaubt, nur Riechrinde liegt, die Kommissur daselbst, i. e. die Commissura pallii anterior, auch nur als eine solche zwischen zwei Ammons-

gebieten, i. e. als ein Psalterium und nicht als ein Callosum angesehen werden könne. Edinger beschreibt diese Kommissur als ein sehr mächtiges, die Hemisphären hufeisenförmig verbindendes Fasersystem. Sie fand sich bei allen von ihm untersuchten Reptilienarten, wenn auch nicht überall in gleich starker Ausdehnung und ihre Fasern sind bald markhaltig, bald grösstenteils marklos. Das laterale Ausbreitungsgebiet ihrer Fasern konnte Edinger nicht strikte feststellen, sie schienen ihm aber seitlich nicht weit zu ziehen, sich vielmehr früh schon in dem subcellularen Plexus aufzulösen.

Einen anderen Standpunkt vertritt Ramon y Cajal. Nach diesem Autor greift der Faserursprung der dorsalen Kommissur bei der Eidechse in das Mantelgebiet jenseits des Hippocampus hinaus und enthält auf diese Weise Fasern, die bei höheren Tieren dem Callosum zugezählt werden.

Aus der voranstehenden Darstellung ergiebt sich demnach, dass bezüglich der Commissura anterior im engeren Sinne ein Meinungsstreit unter den Autoren im allgemeinen nicht besteht, dass hingegen die Deutung des oberen Kommissurenbündels als Balken im Sinne von Stieda und Osborn sehr ernsten Einwendungen begegnet, resp. von den meisten Autoren, wenigstens für die bisher untersuchten Reptilienarten, mehr oder weniger entschieden abgelehnt wird. —

Ich will nunmehr zur Schilderung der Hirnkommissuren beim Gecko übergehen und zunächst die Commissura anterior beschreiben.

A. Commissura anterior. Eine genaue Untersuchung und Zergliederung der hier in Betracht kommenden Verhältnisse ergiebt folgendes:

Wie Sagittalschnitte am klarsten zeigen, setzt sich die Commissura anterior aus zwei Anteilen zusammen: aus einem vorderen markhaltigen und einem hinteren marklosen Anteil

(Taf. 35/36 Fig. 27 C. a.). Auf Frontalschnitten sind folgende Komponenten zu unterscheiden:

1. Am meisten basal liegend sieht man zunächst ein feines markhaltiges Kommissurenbündel, welches aus der Area olfactoria, lateral und basal von dem Querschnittsbilde des basalen Vorderhirnbündels aufsteigt, scharf abgetrennt von den marklosen Anteile der Kommissur erscheint und schwach bogenförmig und gekreuzt, zum Teil zwischen den quergetroffenen Bündeln des Tr. septo-mesencephalicus sich hindurchschlingend von einer Area olfactoria in die andere verläuft (Taf. 29/30Fig. 14 P. b.). Dieses Bündel scheint der von Gaupp[1]) beim Frosch als Pars inferior Com. anterioris bezeichneten Strahlung analog zu sein. —

2. Etwas dorsal von dem vorigen liegend folgt ein mächtiger, aus dicken Strängen bestehender markhaltiger Anteil der Commissura anterior, welcher zwischen den Querschnittsbildern des basalen Vorderhirnbündels und des Tr. septo-mesencephalicus aufsteigt, das letztere Bündel überdacht, in der Medianlinie mit dem korrespondierenden Zuge der anderen Seite kreuzt und weiterhin im Septum mit dem Psalterium rindenwärts aufsteigt Dieses Bündel entspricht der Pars olfactoria commissurae anterioris nach Edinger im Gehirn der übrigen Reptilien (Taf. 29 30 Fig. 15 P. o.). Der weitere Verlauf dieser Pars olfactoria gegen die Rinde einerseits und gegen den Riechlappen andererseits verhält sich folgendermassen:

a) Der gegen die Ammonsrinde zu aufsteigende Anteil nimmt, wie an medianen Sagittalschnitten zu ersehen ist, einen grossen Teil der inneren Partie des Septums ein. Die Fasern treten hier breit fächerförmig auseinander und ziehen wie oben gesagt mit den Psalteriumfasern (Commissura pallii anterior) gegen die Rinde aufwärts. Man sieht dieselben an mehreren Stellen sowohl die quergetroffenen Bündel der Septumkommissur als auch die breiten

1) E. Gaupp, Anatomie des Frosches. I. Bd. Braunschweig 1896.

Markbündel des Fasciculus cortico-parolfactorius durchdringen, wodurch eine arkadenförmige Anordnung entsteht und sich schliesslich in die mediale Rinde einsenken. Ich will damit nicht behaupten, dass die gesamte hier sichtbare Fasermasse dem Kommissurenbündel entspricht, sicher ist aber, dass darin die Faserung der Pars olfactoria Edingers enthalten ist.

b) Der gegen den Riechlappen hin verlaufende Anteil zeigt folgendes Verhalten: Als geschlossenes Bündel, wie auf Fig. 14, ist die Pars olfactoria nur zwischen den beiden Querschnittsbildern des basalen Vorderhornbündels und des Tr. septo-mesencephalicus, sowie im vorderen Abschnitte der Commissura anterior und zwar deutlicher bei Varanus als beim Gecko zu sehen. Hierauf breitet sich das Bündel gegen die Area olfactoria aus, doch konnte ich den weiteren Verlauf nicht strikte verfolgen.

Auf Sagittalschnitten sah ich ein Bündel ziehen, von dem ich nicht entscheiden kann, ob es zur Pars olfactoria gehört. Dasselbe steigt von der Kommissurengegend, ohne dass ein Zusammenhang mit der Commissura anterior unzweifelhaft nachweisbar wäre, in schwachem Bogen zur Area parolfactoria und zum Riechlappen herab, liegt daselbst unmittelbar an der basalen Peripherie des Nucleus septi, dieselbe umgreifend und zieht dann weiter frontalwärts, um durch einen Zellhaufen des Riechlappens hindurchzutreten. —

Seitlich von der Pars olfactoria commissurae anterioris und zwar bevor diese Kommissur selbst der Länge nach getroffen ist, liegt im Septum ein feinfaseriges Bündel, welches seitlich vom Tr. septo-mesencephalicus basalwärts zieht (Taf. 29/30, Fig. 13 A). Es scheint, dass in demselben Fasern verlaufen, die der Pars olfactoria commissurae anterioris angehören. An anderen Schnitten als der gezeichnete, biegen aber einzelne Fasern des Zuges so weit lateralwärts ab, dass ein Ursprung derselben im Septum selbst nicht ausgeschlossen ist. —

3. Der marklose Anteil der Commissura anterior, von den Autoren als Pars corticalis oder als Commissura alba bezeichnet, bildet im Gehirn des Gecko einen breiten, sehr mächtigen Faserzug (Taf. 29/30 Fig. 15 C. a. gelb gefärbt), von welchem drei grössere Äste abzweigen:

a) Zunächst und am meisten kranialwärts liegend ein von markhaltigen Fasern begleiteter Ast, welcher gegen das Epistriatum hinzieht und sich in dasselbe einsenkt (Taf. 29/30 Fig. 15 P. e.). Von dem marklosen Anteile ziehen einzelne Züge unmittelbar unter dem Ventrikelepithel liegend, entlang der medialen Wand des Epistriatum nach aufwärts. Dieser als Pars epistriatica der vorderen Kommissur bezeichnete Faserzug ist weiter oben bereits beschrieben worden. —

b) Ein anderer Ast zweigt ventralwärts abbiegend vom Hauptstamme ab, begleitet die Fornixsäule, derselben dicht lateral anliegend und steigt zwischen Ventrikel und Tr. septo-mesencephalicus in den Hypothalamus hinab (Taf. 37/38 Fig. 29 P. v.).

c) Ein dritter Ast, welcher zugleich den Hauptstamm der marklosen Kommissur bildet, (Pars corticalis der Autoren), verläuft in latero-basaler Richtung, liegt dicht kranial von dem Querschnittsbilde des basalen Vorderhornbündels und ist mit seinen Verzweigungen bis gegen die laterale Rindenplatte zu verfolgen (Taf. 31/32 Fig. 17 P. e.), wie dies auch von Edinger angegeben wird. —

B. Commissura pallii anterior und Commissura pallii posterior. Psalterium.

Es ist schon vorhin erwähnt worden, dass im Reptiliengehirn zwei Mantelkommissuren unterschieden und als C. pallii anterior und C. pallii posterior bezeichnet werden. Beide sollen die Riechrinde einer Seite mit der der anderen verbinden und es werden diese Kommissuren von den Autoren, namentlich von Edinger, als zum Psalterium gehörig einstweilen

angesehen und mit dem Psalterium im Gehirn der Säugetiere identifiziert. Der sichere Nachweis für die komplette Homologie dieser Palliumkommissuren mit dem Psalterium fehlt jedoch, wie dies aus den Arbeiten Edingers selbst hervorgeht. In seiner ersten Arbeit aus dem Jahre 1886 (S. 117), in welcher Edinger noch ein Corpus callosum annimmt, lässt er die Fasern desselben aus dem Gebiete der grossen Zellen stammen, die in der dorsalen Hemisphärenwand aussen von der Ammonsrinde liegen; dieser Angabe entspricht auch die Fig. 21 seiner vorhin erwähnten Schrift. In der zweiten Arbeit aus dem Jahre 1896 (S. 372) wird auf Grund der Annahme, dass an der medialen Seite des Reptilienmantels nur Riechrinde liegt, geschlossen, dass die Kommissur dieser Seiten, als zwischen zwei Ammonsgebieten ausgespannt, ein Psalterium sei. Über die Fasern in der C. pallii anterior heisst es jedoch: „Sie scheinen im Marklager der Hemisphäre nicht weit zu ziehen" und dann hebt Edinger noch hervor, dass an der gleichen Stelle noch viele andere Fasern herabziehen, so dass ein Irrtum nicht ausgeschlossen ist. Wir sehen also, dass eine jeden Zweifel ausschliessende Angabe über die Beziehungen der Palliumkommissur zu nachbarlichen Rindengebieten der Ammonshornformation nicht vorliegt, zumal auch die Angaben der anderen Autoren, selbst wenn sie ganz bestimmt lauten, nicht den Eindruck der vollen Sicherheit hinterlassen.

Diese beiden in Rede stehenden Mantelkommissuren verhalten sich nun im Gehirn des Gecko folgendermassen:

Verfolgt man eine Frontalserie vom vorderen Pol der Hemisphäre nach hinten, so erscheint zwischen Ammonsrinde und dorsalem Teil des Septum zunächst auf Schnitt 67 die marklose Mantelkommissur die auf weiteren 39 Schnitten sichtbar bleibt. Alsdann beginnt auf Schnitt Nr. 40 die in allen ihren Teilen markhaltige Commissura pallii anterior, die auf 29 weiteren Schnitten zu verfolgen ist.

1. Die marklose Mantelkommissur ist auf Frontalschnitten (Taf. 29/30, Fig. 10—12 MC) an ihrem vorderen Ende, wo sie dem dorso-medialen Rande des Septum vom Fasciculus corticoparolfactorius an bis zur basalen Mantelspalte folgt, der Länge nach getroffen. Ihre Bündel verlaufen teils im Bogen von einer Hemisphäre zur anderen, teils kreuzen sie sich und es fällt an manchen Stellen auf, dass die sich kreuzenden Bündel einen dahinziehen, ehe sie sich durchflechten. An den Schnitten dieser schrägen Verlauf nehmen und auf längeren Strecken in der Mitte Zone erscheinen auch die Bündel der Commissura septi. Im Marklager der Hemisphäre zieht die bezeichnete Kommissur mit den Strahlungen der Commissura pallii anterior und Edinger's Pars olfactoria der vorderen Kommissur gegen die Peripherie hin (Taf. 29/30, 32/34 Fig. 13, 21, 22, MC). Wie Horizontalschnitte und Sagittalschnitte zeigen, hört die marklose Mantelkommissur am vorderen Ende der Commissura pallii anterior auf. Ob marklose Fasern im Bereiche der letzteren und hinter derselben noch vorhanden sind, kann ich nicht entscheiden, keinesfalls sind sie jedoch in so grosser Menge vorhanden, wie in den vorderen Anteilen. Die marklose Mantelkommissur, die nach dem Vergleiche mit anderen Reptiliengehirnen wahrscheinlich zur Commissura pallii anterior gehört, ist beim Gecko, neben dieser markhaltigen Kommissur, sehr mächtig entwickelt; sie lässt sich in der Hemisphäre peripheriewärts bis in die Gegend des grosszelligen Anteiles der Ammonsrinde hin verfolgen, ob ihre Züge aber, wie die der markhaltigen Commissura pallii anterior, über dieses Gebiet hinausgehen, ist an Markscheidenpräparaten nicht zu sehen. —

2. Die Commissura pallii anterior bildet anfänglich eine aus zarten kaudalwärts sich immer dichter und breiter zusammenfügenden Fasern bestehende Schleife, aus welcher mächtige Bündel fächerförmig in das Marklager der Rinde einstrahlen, wo sie mit der sogenannten Pars olfactoria der vorderen Kommissur, zum Teil der Wand des Ventrikels folgend, lateralwärts

verlaufen (Taf. 29/32 Fig. 14—16 C. p. a). Das Marklager, überwiegend aus Fasern der Pars olfactoria C. anterioris und der Strahlung der C. pallii anterior bestehend, lässt sich über das Gebiet des grosszelligen Streifens der Ammonsrinde hinaus bis gegen die dorsale Rindenplatte hin verfolgen. Gegen das Septum zu sammeln sich die Fasern der C. pallii anterior zu einer breiten, fast quadratischen Markplatte, die zwischen Ammonsrinde und Septum gelegen ist und innerhalb welcher die Kreuzung der Faserbündel deutlich hervortritt.

Untersucht man an Frontalschnitten das Marklager der Rinde vor der C. pallii anterior, so zeigt sich, dass dasselbe aus der Ammonsrinde Fasern bezieht und seitlich sich über die Ammonsrinde hinaus erstreckt. Entsprechend der C. pallii anterior sieht man das gleiche (Taf. 29/32 Fig. 13—18 M). Die Bündel des Marklagers treten zwischen und durch die Zellhäufchen der ventralen Rindenplatte hindurch, begeben sich in die intermediäre Zellschicht und verlaufen gegen die dorsale Rindenplatte hin (Taf. 29/32 Fig. 14—16 M.). Trotzdem nun meine nach der Weigertschen Methode hergestellten Markscheidenfärbungen tadellos genannt werden dürfen, war ich nicht imstande, an diesen Stellen die Fasern der C. pallii anterior von Fasern anderer Provenienz (C. anterior) auseinander zu halten oder zu unterscheiden. Daher glaube ich, dass die anderen Autoren, die nach Markscheidenfärbungen untersucht haben, auch nicht mehr aussagen können als ich, d. h., dass sich bis heute zum mindesten nicht bestimmen lässt, dass alle Fasern der C. pallii anterior, wie das fast allgemein angenommen wird, in der Ammonsrinde endigen, resp. dass die Behauptung, alle Fasern der C. pallii anterior endigen in der Ammonsrinde, als verfrüht zu bezeichnen ist.

An Objekten die ich nach der Cajalschen Methode[1])

[1]) S. R. Cajal: Über einige Methoden der Silberimprägnierung zur Untersuchung der Neurofibrillen, der Achsencylinder und der Endverzweigungen Zeitschr. f. wissenschaftl. Mikroskopie. Bd. XX. Heft. 4. pag. 401.

imprägniert habe, bin ich ebenfalls zu keinen anderen Resultaten gelangt. Die Bündel des Marklagers gehen, nachdem sie zwischen die Zellhäufchen der ventralen Platte hindurchgetreten sind, deutlich in das Faserwerk der dorsalen Rindenplatte über und bilden um die Zellen der ventralen Platte ein überaus dichtes und feines Fasernetz. Der unmittelbar an das Epithel des Seitenventrikels stossende Anteil des Marklagers lässt sich an Frontalschnitten solcher Präparate bis an den ventralen Winkel der Seitenkammer verfolgen. Auch im Bereiche des Fornix sieht man die Markbündel entlang der Ventrikelwand subepithelial herabziehen und mit dem dichten Fasernetze der dorsalen und ventralen Platte im Zusammenhange stehen. Kleinere und grössere, verästigte Zellen liegen in den Maschen dieses dichten Fasernetzes.

Das Marklager der Hemisphäre ist sehr reich an radiär verlaufenden Faserzügen. Wie Frontalschnitte zeigen, ist ein Teil dieser radiären Züge bis in die der Ventrikelwand anliegenden Netze des Marklagers zu verfolgen. Sie kreuzen sich zunächst mit den längs verlaufenden Bündeln des Marklagers, treten dann in die innere Molekularschicht ein, die ein sehr dichtes Netzwerk von Fasern enthält und begeben sich offenbar zur Ammonsrinde. Ich halte den grössten Teil dieser Fasern für marklos. Man erkennt dieselben auch an Markscheidenpräparaten, doch weit weniger deutlich, als an Objekten mit der Cajalschen Silberimprägnierungsmethode. —

3. In weiterer Verfolgung der Frontalserie über das kaudale Ende des Septums hinaus erscheint 39 Schnitte nach dem Aufhören der C. pallii anterior die Commissura pallii posterior (Taf. 31/32 Fig. 18 C. p. p.). Diese gleichfalls ausschliesslich markhaltige Fasern enthaltende Kommissur ist weitaus schwächer, als die C. pallii anterior und präsentiert sich als ein schmaler halbmondförmiger Faserzug, der von den hinteren Partien des Mantels kommend über den dritten Ventrikel sich hinüberspannt und hier im Bereiche des Velum transversum verläuft (Textfig. 9).

Die Commisura pallii posterior tritt nicht direkt in die Ammonsrinde ein, sondern zunächst in jenen Abschnitt der medialen Hemisphärenwand, der den Übergang des Septum zur Ammonsrinde darstellt. Gegen diesen hin spaltet sich die Kommissur in einen stärkeren vorderen und einen schwächeren hinteren Anteil. Der erstere schliesst sich an die Fornixstrahlung an, während der letztere sich zwischen das geschichtete Zellenband

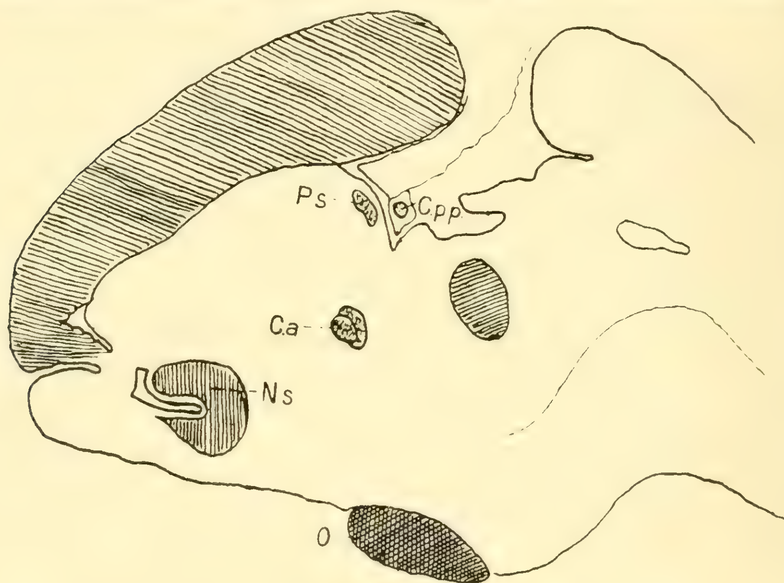


Fig. 9.

Sagittalschnitt nahe der Medianlinie. C. a. Commissura anterior. C p. p. Commissura pallii posterior. Ps. Psalterium. N. s. Nucleus septi.

der Ammonsrinde und die oberflächlich gelegene Molekularschichte einschiebt und, wie namentlich Horizontalschnitte lehren, entlang des Zellenbandes bis in den Bereich des grosszelligen Anhanges der Ammonsrinde zu verfolgen ist (Taf. 33/34 Fig. 21. C. p. p.). Auf Sagittalschnitten erscheint die C. pallii posterior quergetroffen und präsentiert sich namentlich auf medianen Schnitten als kleine drehrunde Scheibe in der auf Taf. 37/38 Fig. 31. C. p. p. dargestellten Weise. —

Die C. pallii posterior ist, soweit bisher bekannt, lediglich bei den Sauriern und Blindschleichen vorhanden. Die Geschichte ihrer Entdeckung und die engen Beziehungen zur Fornixfaserung, die namentlich von Rabl-Rückhardt und Edinger gewürdigt werden, habe ich bereits früher erörtert. In jüngster Zeit ist diese Kommissur von Elliot-Smith (45) bei Sphenodon gesehen und anscheinend überflüssiger weise als Commissura aberrans bezeichnet worden. Es geht auch aus meinen Untersuchungen hervor, dass diese Kommissur in sehr enge Beziehungen zur Fornixfaserung tritt.

3. Der Fornix.

Das System des Fornix im Gehirn der Säugetiere begreift in sich im allgemeinen das Psalterium, speziell die C. pallii anterior, die Columna fornicis und das Riechbündel des Ammonshorns. In Bezug auf das Vorkommen dieser Fasersysteme im Gehirn der Reptilien haben die bisherigen Untersuchungen ergeben, dass ein solches Fasersystem mit den drei genannten Abschnitten bei Reptilien in der Tat nachweisbar ist und eine Anzahl von Forschern, zuletzt namentlich Edinger, haben dasselbe mehr oder weniger eingehend und ausführlich beschrieben. Der letztgenannte Autor schildert im besonderen die Verlaufsweise der Columna fornicis eingehend und es sei aus seiner Beschreibung das Wesentliche hier vorangestellt:

Der Fornix (Tractus cortico-mammillaris und Tractus cortico-habenularis) entwickelt sich bei allen Reptilien aus der medio-dorsalen Rinde. Fächerförmig aus der ganzen Innenwand entspringend, vereinigen sich die Fasern dicht hinter und über der Commissura anterior zu einem gut geschlossenen Bündel. Dieses wendet sich sofort kaudal- und ventralwärts und endet in der Gegend hinter dem Chiasma in einer Ganglienzellenansammlung, dem Corpus mamillare. Bis in das Corpus ma-

millare hinein hat Edinger die Fasern jedoch nicht verfolgen können, sondern sie immer dicht vor demselben verloren, wie er bemerkt, vielleicht deshalb, weil sie so dünn werden, dass sie keine richtige Markscheidenfärbung mehr geben, denn markhaltig sind sie immer und nur bei den Schildkröten und bei einer Tropidonotus fand er sie marklos. Die Fornixfaserung, bemerkt Edinger weiter, liegt nicht ganz medial, sondern lateral, dicht an dem Endstück des Ramus connectens lobi olfactorii der Commissura anterior. Sie kann, da sie mehr kaudal besonders mächtig ist, wohl von diesem, ja auch in der medialen Wand aufsteigenden Zuge abgeschieden werden. Wahrscheinlich nimmt sie Fasern aus der ganzen Innenwand auf. Edinger konnte nicht ermitteln, ob in den Fornix gekreuzte Fasern gelangen. Dieses bei einigen Tieren (Varanus) besonders mächtige Bündel zieht also über die Commissura anterior weg und hat über sich die Commissura pallii anterior, während die Commissura pallii posterior kaudal und dorsal bleibt.

Dem Tr. cortico-mammillaris des Fornix ist noch ein Bündel angelegt, das nicht zum Corpus mammillare hinabgelangt. Es trennen sich nämlich von ihm, wenig weiter, als die Commissura anterior liegt, die Züge des Tractus cortico-habenularis. Als „Anteil des Fornix zur Tänia“ sind sie bei den Säugern wiederholt beschrieben. Die Fasern legen sich bald, scharf abbiegend, an die Taenia thalami an, die hier am kaudalen Ende des Vorderhirns hinauf zum Ganglion habenulae zieht. Sie gelangen mit den Täniazügen hinein in das Ganglion habenulae. Bei Chelone ist dieser Zug viel stärker, als der Tr. cortico-mammillaris, während bei den kleinen Schildkröten und den kleinen Eidechsen, die Edinger untersucht hat, der Tractus cortico-habenularis vielleicht seiner Beobachtung entging.

Was das Gehirn des Gecko anbelangt, ist dieses gesamte Fasersystem, mit der das Riechbündel betreffenden Modifikation auch hier wieder zu finden. Während nämlich Psalterium (C. pallii

anterior) und Columna fornicis sich beim Gecko in Bezug auf Anordnung und Verlauf ziemlich analog wie bei den bisher untersuchten Reptilienarten verhalten, fehlt, strenge genommen, das sogenannte Riechbündel, dafür ist der von mir als Fasciculus cortico-parolfactorius (sagittales Längsbündel) bezeichnete Faserzug besonders schön entfaltet. Ich habe den Verlauf dieses Faserzuges auf S. 294 beschrieben und da ich auch die Commissura pallii anterior et posterior bereits abgehandelt habe, so erübrigt mir nur noch die Schilderung der Columna fornicis beim Gecko.

a) Die Columna fornicis (Tr. cortico-mammillaris) ist auf Sagittalschnitten sehr leicht und deutlich zu verfolgen (Taf. 37, 38 Fig. 28—31, C. f.) Die Verlaufsweise im Gehirn des Gecko entspricht im allgemeinen der Schilderung, wie sie von Edinger für das Gehirn der übrigen Reptilien, speziell der Eidechsen und Schlangen gegeben worden ist. Man sieht die Fasern breit fächerförmig aus der Mantelrinde entspringen, als geschlossenen Faserzug ventralwärts ziehen, alsdann hinter der Commissura anterior in das Zwischenhirn eintreten (einzelne Fasern der Fornixsäule ziehen auch vor der Commissura anterior basalwärts) und in schwachem Bogen, begleitet von dem ventralen Aste des marklosen Anteiles der Commissura anterior, welcher der Fornixsäule hier dicht frontal anliegt, gegen den Hypothalamus in zwei Stränge gespalten hinabziehen (Fig. 31). Columna und Kommissurenbündel ziehen nun eine Strecke weit nebeneinander kaudalwärts, um alsdann zu divergieren, indem der Kommissurenast lateral abbiegt, während die Fornixsäule bis nahe zum Boden des Hypothalamus verfolgt werden kann.

Wie weit die Ausstrahlung der Columna fornicis in der Hemisphärenrinde reicht, kann ich nicht mit Sicherheit angeben, da im Marklager eine Unterscheidung und Abtrennung dieser Strahlung von Faserbahnen anderer Kategorien nicht möglich ist.

Was die Ausdehnung des Fornix im anteroposterioren Durchmesser anlangt, so ist von der Stelle an, wo die Columna fornicis an die Pars olfactoria der vorderen Kommissur angrenzt, in der Richtung stirnwärts eine strikte Abscheidung der Fornixstrahlung von den anderen Bahnen des Marklagers ebensowenig gegeben. Auch Edinger ist über die Ausdehnung der in Rede stehenden Faserbahn nicht im klaren, denn auf S. 373 seiner Abhandlung (1896) heisst es: „fächerförmig aus der ganzen Innenwand entspringend, vereinigen sich die Fasern" etc., während auf S. 374 dieser Ursprung nur als wahrscheinlich hingestellt wird.

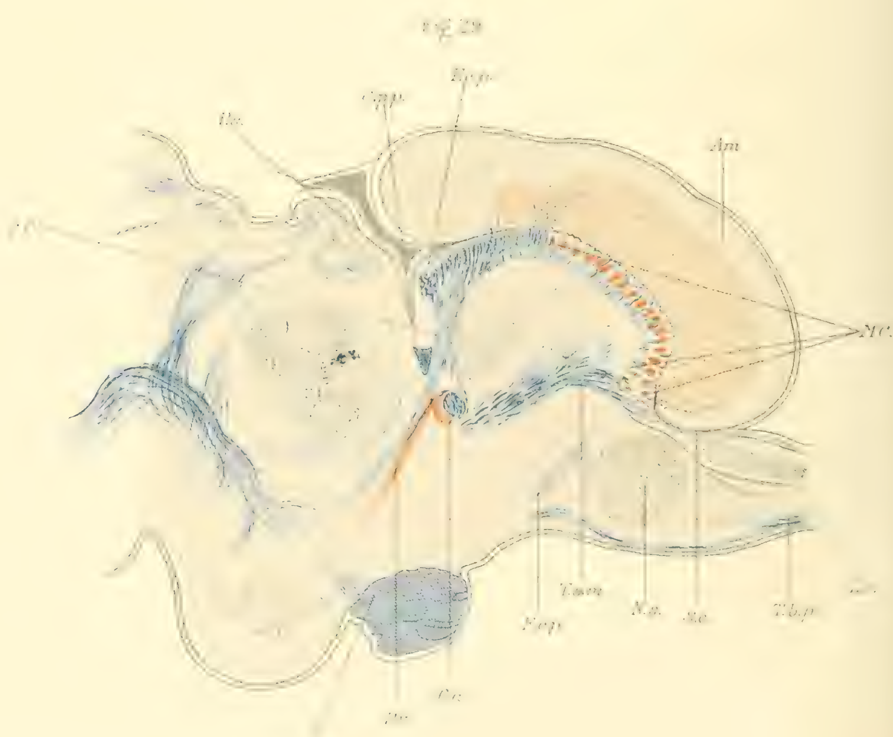
b) Auf Horizontalschnitten erstreckt sich das Marklager, welches die Columna fornicis und die C. pallii ant. enthält, über das Gebiet der ventralen Rindenplatte und der Ammonsrinde. Sie sammelt sich aus diesen Gebieten alsbald zu einem breiten Markbündel, welches unmittelbar am kaudalen Ventrikelrande und die Ventrikelwand bildend zwischen dieser und der geschichteten Zellenlage der Ammonsrinde im Bogen gegen das Septum hinzieht. Am Übergange in das Septum verbreitert sich die Faserbahn beträchtlich und lässt im Septum selbst zwei Abschnitte unterscheiden: einen vorderen und lateralen weniger dichten und einen hinteren medialen dichteren Faseranteil. Der hintere mediale Faseranteil zieht medialwärts und bildet in der Medianlinie mit dem korrespondierenden Zuge der anderen Seite die Commissura pallii anterior (Taf. 33/34 Fig. 21, C. p. a.) Der laterale Anteil (Taf. 33/34 Fig. 21, C. f.) geht, wie Sagittalschnitte zeigen, zum grössten Teil in die Columna fornicis über (Tr. cortico-mammillaris nach Edinger). Über das Rindenende dieses Anteiles kann ich indes, wie oben bemerkt, keine näheren Angaben machen, weil dessen Ausstrahlung daselbst von der Strahlung der Mantelkommissuren nicht geschieden ist.

c) Das Verhalten der Columna fornicis auf Frontalschnitten anlangend, sind ihre Faserbündel im Marklager von

Fig. 28.



Fig. 29.



Verlag v. J. F. Bergmann, Wiesbaden.

Fig.30.

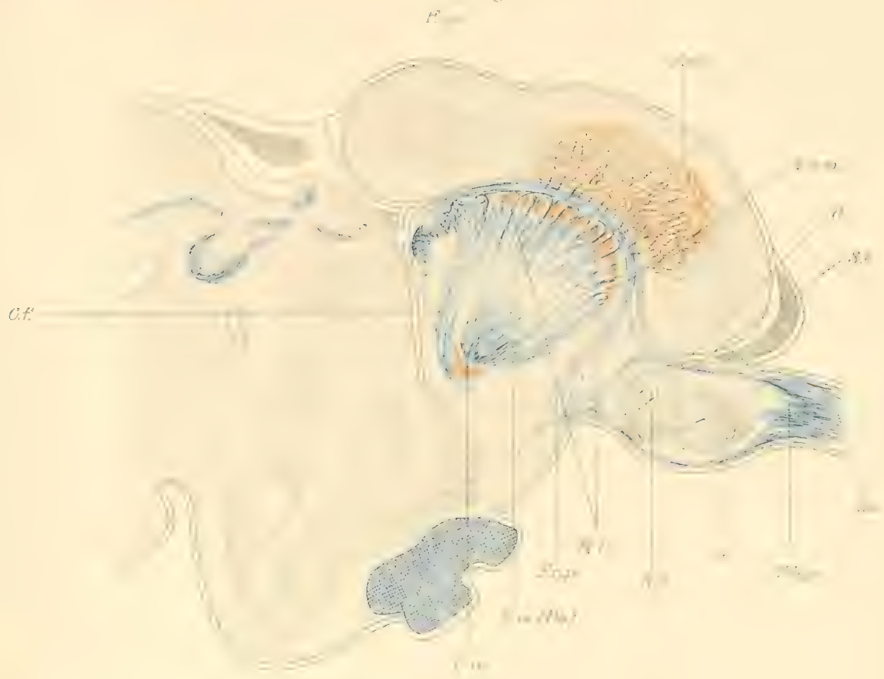
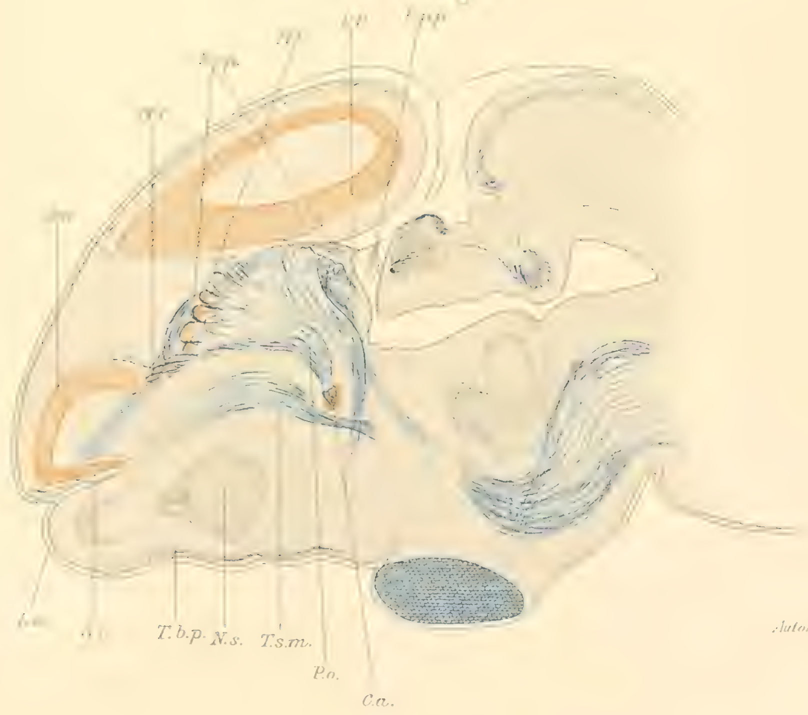


Fig.31



Autor deling.

H. Sturtz, Würzburg.

den Ausstrahlungen der Commiss. pallii anterior und der Pars olfactoria der vorderen Kommissur, die gegen die Ammonsrinde und die ventrale Rindenplatte hinziehen, nicht strikte abzusondern. Ob Teile der Columna auch in der ventralen Rindenplatte ihr Ende finden, ist wahrscheinlich, an Markscheidenfärbungen jedoch nicht mit Sicherheit zu entscheiden. — Im Detail ist das Verhalten der Columna fornicis auf Frontalschnitten folgendes:

In den ersten Schnittreihen und mit dem Sichtbarwerden des frontalen Septumpoles sieht man aus der subkortikalen Region der Ammonsrinde markhaltige Faserzüge medialwärts ziehen, an der medialen Ventrikelkante nach unten abbiegen und in das Mark des Septum zu beiden Seiten der medialen Wand übergehen. Diese Züge erscheinen im Septum anfangs kurz und quergetroffen, auf späteren Schnitten ziehen sie über die quergespannte marklose Mantelkommissur hinüber uud bedecken als lange Faserzüge die mediale Wand des Septums Diese Bilder entsprechen etwa dem 60.—62. Schnitte der Frontalserie. Nunmehr wird die Zellformation der ventralen Rindenplatte über der dorsalen Ventrikelwand sichtbar und in dem Masse, als dieselbe sich vollständig formiert, werden die Faserbündel immer dichter und breiter, ziehen langgewellt medialwärts und zugleich sieht man, dass die medialsten Faseranteile mit den korrespondierenden Zügen der anderen Seite in der Mittellinie sich kreuzen, wodurch die F o r n i x k r e u z u n g zu stande kommt. Aus den lateralen Partien dieser schon früher beschriebenen (S. 332) Formation steigt die Columna fornicis direkt nach abwärts, tritt stellenweise durch die Pars olfactoria der vorderen Kommissur hindurch, um alsdann mit marklosen Fasern gemischt, in den Thalamus hinabzusteigen, woselbst sie lateral von dem ventralen Aste des marklosen Anteils der Commissura anterior, begleitet, bis nahe an den Boden des Hypothalamus verfolgt werden kann.

Von den Faserungen des Fornix und den Mantelkommissuren abgesehen, findet man im Septum des Gecko als gesonderte Faserzüge noch den Tractus septo-mesencephalicus und den Fasciculus septo-parolfactorius. Den letztgenannten Faserzug habe ich bereits S. 297 beschrieben, der erstgenannte verhält sich im Gehirn des Gecko folgendermassen:

Der Tr. septo-mesencephalicus stellt den dem Septum eigentümlichen Faserzug dar und ist im Gehirn des Gecko besonders mächtig entwickelt (Taf. 37/38 Fig. 28, 29 u. 31 T. s. m). Er entspringt zu einem Teile aus den frontalen Abschnitten der medialen Rinde, zum anderen aus dem Septum selbst und tritt, wie aus Sagittalschnitten ersichtlich, in dichten Bündeln in das Septum hinein. Der Faserzug präsentiert sich, wie erwähnt, als ein sehr starkes, aus dicken Strängen bestehendes Bündel, welches in kaudaler Richtung im Septum dahinzieht, basalwärts von der vorderen Kommissur in das Zwischenhirn eintritt, sich daselbst alsbald dorsalwärts wendet und im Thalamus, wie in einer späteren Abhandlung beschrieben werden soll, seine Endstätte findet. Auf etwas schrägen Sagittalschnitten erhält man den Faserzug fast in seinem ganzen Verlaufe, wie ihn Taf. 37/38 Fig. 28 (T. s. m.) veranschaulicht, wobei der im Septum liegende Anteil in fächerförmiger Ausbreitung, der im Zwischenhirn liegende in dicken, kräftigen Bündeln sich darstellt, die dorsal von dem basalen Vorderhirnbündel, resp. zwischen dieser und der vorderen Kommissur dahinziehen.

In dieser Weise präsentiert sich der Verlauf des Faserzuges auf Sagittalschnitten. Auf Frontal- und Horizontalschnitten nimmt der Faserzug einen grossen Anteil des medialen Septums ein und bildet daselbst ein dichtes, in den basalen, resp. kaudalen Partien desselben, je näher man der Kommissurengegend kommt, sich immer mehr verdichtendes Netzwerk (Taf. 29/30 Fig. 9—12, dessen Faserzüge, wie namentlich auf Frontalschnitten zu ersehen ist, konvergierend gegen die Basis zu gerichtet sind.

Das Bündel liegt, soferne es sich um den im Septum befindlichen Anteil handelt, medialwärts fast unmittelbar der Wand des Septums, resp. den in derselben rindenwärts aufsteigenden Faserzügen an und seine Faserbündel verdicken sich in dem Masse, als man sich der Kommissurengegend nähert. Im Niveau der Commissura anterior sieht man nur mehr die Querschnitte des Faserbündels, die dann weiter von den Kommissurenzügen überdacht werden, medial von den Querschnittsbildern des basalen Vorderhirnbündels zu liegen kommen und bis tief in den Hypothalamus verfolgt werden können.

Erklärung der Abbildungen.

Nomenklatur.

A. Bündel vom Septum in die Area parolfactoria.
Am. Ammonsrinde.
Am. (g. Z.) Ammonsrinde (grosszelliger Streifen).
Am. (k. Z.) Ammonsrinde (kleinzelliger Streifen).
A. o. Area olfactoria.
B. Bündel vom subkortikalem Marklager zum T. str. th.
B v. Vordere Bulbushälfte.
B. h. Hintere Bulbushälfte.
C. a. Commissura anterior.
C. a. (P. o.) Pars olfactoria der vorderen Kommissur.
C. a. (P. e.) Pars epistriatica der vorderen Kommissur.
C. a. v. Ventraler Ast der vorderen Kommissur.
C. d. Cortex dorsalis, dorsale Rindenplatte.
C. l. Cortex lateralis, laterale Rindenplatte.
C. p. a. Commissura pallii anterior.
C. p. p. Commissura pallii posterior.
C. s. Commissura septi.
C. str. Streifenhügelrinde.
C. v. Cortex ventralis, ventrale Rindenplatte.
C. f. Columna fornicis.
C. l. o. Cortex lobi olfactorii, Lobusrinde.
C. th. Kommissurenbündel zur Taenia thalami.
E. Epistriatum.
F. Fornix.
F. b. Formatio bulbaris.
F. c. p. Fasciculus cortico-parolfactorius.
F. s. p. Fasciculus septo-parolfactorius.
F. tg. Fasciculus tangentialis.
Fil. o. Fila olfactoria.
Ggl. Ursprungsganglion des basalen Vorderhirnbündels.
H Ganglion habenulae.
I. Interferenz der Tangentialfasern und der Riechstrahlung.
L. o. Lobus olfactorius.
M. Marklager.
M. C. Marklose Mantelkommissur.
N. s. Nucleus septi.
N. sph. Nucleus sphaericus.
O. Opticus.
P. b. Basaler Anteil der Comm. ant.
P. o. Pars olfactoria der Commissura anterior.
Ps. Psalterium.
R. Riechstrahlung.
R. th. Rindenbündel zur Taenia thalami.
S. Septum.
S. c. Sulcus coronalis.
Str. Striatum.
T. th. Taenia thalami.
T. b. c. Tractus bulbo-corticalis.
T. b. e. Tractus bulbo-epistriaticus.
T. b. p. Tractus bulbo-parolfactorius.
T. f. th. Tractus fronto-thalamicus.
Tg. Tangentialfasern.
T. o. l. Tractus olfactorius lateralis.
T. o. m. Tractus olfactorius medialis.
T. s. m. Tractus septo-mesencephalicus.
T. str. th. Tractus strio-thalamicus.
V. Ventrikel.
V. o. Ventriculus olfactorius.

Tafel 27/38.

Fig. 1. Horizontalschnitt durch den Bulbus olfactorius. Fil. o. Fila olfactoria. F. b. Formatio bulbaris. T. o. l. Tractus olfactorius lateralis. T. o. m. Tractus olfactorius medialis. v. B. Vordere Bulbushälfte. h. B. hintere Bulbushälfte. V. Ventrikel.

Fig. 2 und 3. Frontalschnitte durch den Bulbus olfactorius. Fig. 2 durch die hintere. Fig. 3 durch die vordere Bulbushälfte. Bezeichnung wie in Fig. 1. R Riechstrahlung.

Fig. 4. Frontalschnitt durch den Lobus olfactorius. Bezeichnung wie in Fig. 1.

Fig. 5. Frontalschnitt durch den Hemisphärenpol im Niveau des Sulcus coronalis. Am. Ammonsrinde. Tg. Tangentialfasern. T. b. p. Tractus bulboparolfactorius. C. a. Commissura anterior.

Fig. 6. Frontalschnitt durch die Hemisphäre 20 Schnitte weiter kaudalwärts von dem der Fig. 5. S. Septum. M. Subcorticales Mark. C. s. Commissura septi, resp. marklose Mantelkommissur. T. f. th. Tractus fronto-thalamicus. T. str. th. Tractus strio-thalamicus. C. L. Cortex lateralis. N. s. Nucleus septi. T. b. ep. Tractus bulbo-epistriaticus. Am (g. Z.) Ammonsrinde (grosse Zellen). Am (k. Z) Ammonsrinde (kleine Zellen). F. tg. fasciculus tangentialis. B. Bündel vom subkortikalem Marklager z. T. str. th.

Fig. 7. Frontalschnitt durch die Hemisphäre 21 Schnitte weiter kaudalwärts von dem der Fig. 5. F. c. p. Fasciculus cortico-parolfactorius. C. D. Cortex dorsalis. Die übrige Bezeichnung wie früher.

(Fig. 8, 9, 10, 11, 12. Frontalschnitte durch die Hemisphäre zur Veranschaulichung der Commissura septi (C. s.), der marklosen Mantelkommissur M. C.), des Fasciculus cortico-parolfactorius (F. c. p.) und T. s. m. Tractus septomesencephalicus.

Fig. 13. Frontalschnitt durch die Hemisphäre einige Schnitte vor der Commissura anterior. A. Faserbündel aus der Area parolfactoria im Septum aufsteigend. C. p. a. Commissura pallii anterior. C. v. Cortex ventralis. P. o. Pars olfactoria der vorderen Commissur. R. Riechstrahlung.

Fig. 14. Frontalschnitt durch die Hemisphäre im Niveau der Commissura anterior. C. V. Cortex ventralis. C. D. Cortex dorsalis. C. str. Streifenhügelrinde. F. c. p. Fasciculus cortico-parolfactorius. C. a. Commissura anterior (markloser Anteil). P. o. Pars olfactoria der vorderen Commissur. P. b. Basaler Anteil der Commissura anterior. T. s. m. Tractus septo-mesencephalicus. T. str. th. Tractus striothalamicus. Str. Striatum.

Fig. 15. Frontalschnitt durch die Hemisphäre im Niveau der Commissura anterior einige Schnitte weiter kaudalwärts vom vorigen P. e. Pars epistriatica commissurae anterioris. T. b. e. Tractus bulbo-epistriaticus. T. th. Taenia thalami. C. p. a. Commissura pallii anterior. Die übrige Bezeichnung wie in Fig. 14.

Fig. 16. Frontalschnitt durch die Hemisphäre mit Fornixkreuzung (C. p. a.) und Columna fornicis (C. f.). P. c. Pars corticalis der Comm. ant. Die übrige Bezeichnung wie in Fig. 14 und 15.

Fig. 17. Frontalschnitt durch die Hemisphäre im Niveau des kaudalen Endes des Septum (S.). N. sph. Nucleus sphaericus. F. Fornix. Die übrige Bezeichnung wie in Fig. 14—16.

Fig. 18. Frontalschnitt im Niveau der Commissura pallii posterior (C. p. p.). Die übrige Bezeichnung wie früher.

Fig. 19. Frontalschnitt durch die Hemisphäre im hinteren Anteile des Epistriatum. N. sph. Nucleus sphaericus. Die übrige Bezeichnung wie früher.

Fig. 20. Horizontalschnitt im Niveau des Fasciculus cortio-parolfactorius. F. c. p. C. D. Cortex dorsalis. C. V. Cortex ventralis.

Fig. 21. Horizontalschnitt im Niveau der Fornixkreuzung. C. p. a. Psalterium. M. C. Marklose Mantelkommissur. Tg. Tangentialfasern. I. Interferenz der Tangentialfasern mit der Riechstrahlung (T. b. e.). F. c. p. Fasciculus cortico-parolfactorius. C. D. Cortex dorsalis. F. fornix. C. V. Cortex ventralis. C. L. Cortex lateralis. C. p. p. Commissura pallii posterior.

Fig. 22. Horizontalschnitt einige Schnitte basalwärts von der Fornixkreuzung. M. C. Marklose Mantelkommissur. F. c. p. Fasciculus cortico-parolfactorius. F. tg. Fasciculus tangentialis. R. Riechstrahlung. C. L. Cortex lateralis. C. D. Cortex dorsalis. F. fornix. T. s. m. Tractus septo-mesencephalicus. Str. Striatum. C. p. p. Commissura pallii posterior.

Fig. 23. Horizontalschnitt nahe der Hirnbasis. T. o. m. Tractus olfactorius medialis. T. o. l. Tractus olfactorius lateralis. T. b. c. Tractus bulbocorticalis. T. b. p. Tractus bulbo-parolfactorius. C. l. o. Cortex lobi olfactorii. V. o. Ventriculus lobi olfactorii. N. s. Nucleus septi. T. str. th. Tractus striothalamicus. T. s. m. Tractus septo-mesencephalicus T. b. e. Tractus bulboepistriaticus. C. a. Commissura anterior. C. a. v. Ventraler Ast der Commissura anterior. C. f. Columna fornicis. N. sph. Nucleus sphaericus.

Fig. 24. Sagittalschnitt aus den lateralen Anteilen der Hemisphaere. S. Septum. N. s. Nucleus septi. C. s. Commissura septi, resp. marklose Mantelkommissur. T. str. th. Tractus strio-thalamicus. T. th. Taenia thalami. C. a. Commissura anterior. Am. Ammonsrinde. O. Opticus.

Fig. 25—27. Sagittalschnitte medialwärts von dem vorigen zur Veranschaulichung der Faserzüge in der Taenia thalami (T. th.). C. s. Commissura septi, resp. marklose Mantelkommissur. C. a. Commissura anterior. C. p. p. Commissura pallii posterior. H Ganglion habenulae. M. C. Marklose Mantelkommissur. N. s. Nucleus septi. R. th. Faserbündel aus der Rinde zur Taenia. C. th. Faserbündel aus der Taenia zur Commissura anterior. T. s. m. Tractus septomesencephalicus. O. Opticus.

Fig. 28. Sagittalschnitt nahe der Medianlinie. Am. Ammonsrinde. L. o. Lobus olfactorius. S. c. Sulcus coronalis. P. o. Pars olfactoria der vorderen Kommissur. R. Riechstrahlung. N. s. Nucleus septi. T. s. m. Tractus septomesencephalicus. C. f. Columna fornicis. C. ant. Commissura anterior. M. C. Marklose Mantelkommissur. F. c. p. Fasciculus cortico-parolfactorius. Ps. Psalterium.

Fig. 29. Sagittalschnitt nahe der Medianlinie. Am. Ammonsrinde. M. C. marklose Mantelkommissur. L. o. Lobus olfactorius. F. c. p. Fasciculus cortico-parolfactorius. S. c. Sulcus coronalis. N. s. Nucleus septi. T. s. m. Tractus

septo-mesencephalicus. C. a. Commissura anterior. P. v. Ventraler Ast der Commissura anterior. C. f. Columna fornicis. F. c. p. Fasciculus cortico-parolfactorius. C. p. p. Commissura pallii posterior. Ps. Psalterium.

Fig. 30. Medianer Sagittalschnitt. L. o. Lobus olfactorius. T. b. p. Tractus bulbo-parolfactorius. d. und v., dorsaler und ventraler Ast des T. b. p. N. s. Nucleus septi. M. C. marklose Mantelkommissur. F. c. p. Fasciculus cortico-parolfactorius in seinem ganzen sagittalen Verlaufe. C. a. (P. o.) Pars olfactoria der vorderen Kommissur. C. a. Commissura anterior. C. f. Columna fornicis. S. c. Sulcus coronalis. Am. Ammonsrinde.

Fig. 31. Etwas schräger Sagittalschnitt ganz nahe der Medianlinie. Am. Ammonsrinde. M. C. marklose Mantelkommissur. C. f. Columna fornicis. C. p. p. Commissura pallii posterior. C. a. Commissura anterior. P. o. Pars olfactoria der vorderen Kommissur. T. s. m. Tractus septomesencephalicus. N. s. Nucleus septi. T. b. p. Tractus bulbo-parolfactorius. S. c. Sulcus coronalis. L. o. Lobus olfactorius.

Litteratur-Verzeichnis.

1. Carus, Versuch einer Darstellung des Nervensystems und Gehirns. Leipzig. 1814.
2. Tiedemann, Anatomie und Bildungsgeschichte des Hirns. Nürnberg. 1816.
3. Treviranus, Über die hinteren Hemisphären des Gehirns der Vögel, Amphibien und Fische. Zeitschr. f. Physiol. 1831.
4. Stieda, Über den Bau des centralen Nervensystems der Schildkröte. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. 25.
5. Rabl-Rückhardt, Das Centralnervensystem des Alligators. Ibidem. Bd. 30.
6. — Über das Vorkommen eines Fornixrudimentes bei Reptilien. Zoolog. Anz. IV. Jahrg. 1881.
7. — Einiges über das Gehirn der Riesenschlange. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. 58.
8. Mihalkovics, v., Entwickelungsgeschichte des Gehirns. Leipzig. 1877.
9. Gudden, Gesammelte Abhandlungen. Nr. XV. Archiv f. Psychiatrie. Bd. 2. 1870.
10. Hamilton, On the Corpus callosum in the Embryo. Brain. VIII. p. 145.
11. Osborn, H. F., The origin of the Corpus callosum. Morphol. Jahrb. Bd. 17. 1887.
12. Bellonci, Sulle commissure cerebrali anteriori dei Amphibi e dei Rettili. Bologna. 1887.
13. Bastian, Antwort auf Hamiltons Arbeit. Brain. VIII. S. 377.
14. Mason, The minute Structure of the central nervous system of certain Reptiles and Batrachiens of America. Newport. 1882.
15. Edinger, L., Untersuchungen über die vergleichende Anatomie des Gehirns. I. Das Vorderhirn. Abhandl. d. Senckenberg. Naturforsch. Gesellsch. Frankfurt. 1888.
16. — Neue Studien über das Vorderhirn der Reptilien. Ibidem. Frankfurt. 1896.
17. — Bericht über die Leistungen auf dem Gebiete der Anatomie des Centralnervensystems im Laufe des Jahres 1890. Schmidts Jahrb. Bd. 232.

18. Edinger, L., Vergleichend entwickelungsgeschichtliche und anatomische Studien im Bereiche der Hirnanatomie. Anat. Anz. VIII. Jahrg. 1893.
19. — Vorlesungen über den Bau der nervösen Centralorgane des Menschen und der Tiere.
20. Honeger, J., Vergleichend anatomische Untersuchungen über den Fornix. Rec. de Zool. suisse. V. 1890.
21. Köppen, H., Zur Anatomie des Eidechsengehirns. Morpholog. Arbeiten. (Schwalbe.) I. 1890.
22. His, W., Die Formentwickelung des menschlichen Vorderhirns vom Ende des ersten bis zum Beginne des dritten Monats. Abhandlg. d. kgl. sächs. Gesellsch. d. Wiss. Bd. 15. 1889.
23. Brill, The true Homologie of the mesal Portion of the hemispheric Vesicle in the Sauropsida. Medical Record. March 29. 1890.
24. Spitzka, The Brain of the Iguana. Journal of nervous and mental Diseases. 1880.
25. Herrick, C. L., Notes upon the Brain of the Alligator. Journ. of the Cincinnaty Soc. of Nat. History. 1890.
26. — The Hippocampus in Reptilia. Ibidem. Vol. III.
27. — Topography and Histology of the Brain of certain Reptiles. The Journ. of comparat. Neurology. Vol. I. u. III. 1897.
28. Schulgin, Über den Bau des centralen Nervensystems der Amphibien und Reptilien. Schriften d. neuruss. Gesellsch. Odessa. 1887. S. 149.
29. Bellonci, Intorno all' apparato olfattivo ed olfattivo ottico, nuclei rotundi Fritsch del cervello dei Teleostei. Reale Accad. dei Lincei. Anno 282. Roma 1885.
30. Herrick, C. L., Additional Notes on the Teleost Brain. Anat. Anzeiger. 1892. p. 422.
31. Fulliquet, Récherches sur le cerveau de Protopterus. Dissert. Genève. 1886.
32. Burckhardt, Das Centralnervensystem des Protopterus. Berlin. 1892.
33. Meyer, A., Über das Vorderhirn einiger Reptilien. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. 55. 1893.
34. Löwenthal, N., Contributions à l'étude du Lobe olfactiv des Reptiles. Journ. de l'Anat. et de la Physiol. T. 30. 1894.
35. Ramon y Cajal, P., El Encephalo de los Reptiles. Barcelona. 1891.
36. — Investigaciones micrograficas en el Encephalo de los Batraceos y Reptiles. Zaragoza. 1894.
37. Ramon y Cajal, S., Pequenas contribuciones al convicimento del sistema nervoso. Barcelona. 1891.
38. Zuckerkandl, E., Das Riechzentrum. Stuttgart. 1887.
39 — Über die Entwickelung des Balkens und des Gewölbes. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. Bd. 110. 1901.
39a. — Beitrag zur Anatomie des Riechcentrums. Sitzgsber. d. k. Akad. d. Wissensch. Wien. Bd. 109. 1900.
39b. — Zur Phylogenese des Balkens. Verhandl. d. morphol.-physiol. Gesellsch. zu Wien. Centralbl. f. Physiol. 1903.

39c. Zuckerkandl, Das Rindenbündel des Alveus bei Beuteltieren. Anat. Anz. Bd. 23. Nr. 2—3. 1903.
40. Van Gehuchten, La bulbe olfactive chez quelques mammifères. La cellule. T. VII. 1891.
41. Calleja, La région olfactoria del Cerebro. Annal. de la societa española de histol. II.
42. Haller, B., Vom Bau des Wirbeltiergehirns. Morphol. Jahrb. 1898 und 1900.
43. Koellicker, A. v., Handbuch der Gewebelehre. Sechste Aufl. III. Bd. 1902.
44. Studnička, Zur Lösung einiger Fragen aus d. Vorderhirn d. Cranioten. Anat. Anzeiger. 1894.
45. G. Elliot Smith, On the morphology of the cerebral commissures in the vertebrata with special reference to an aberrant commissure found in the forebrain of certain Reptiles. Transact. Linnean Soc. 2. Ser. Zoology. Vol. 8. 1903.
46. Levi, G., Sull' origine filogenetica della formazione ammonica. Arch. ital. Anat. Vol. VIII. 1904.

Anatomisches Institut der kgl. Universität zu Sassari.
(Professor G. Salvi.)

UNTERSUCHUNGEN

über den

PRÄORALEN DARM BEI DEN SAURIERN.

(GONGYLUS OCELLATUS.)

von

G. SALVI.

Mit 18 Abbildungen auf den Tafeln 39/42 und 21 Figuren im Text.

Über die verschiedenen Phasen, die der präorale Darm[1]) der Reptilien im allgemeinen, und der der Saurier im speziellen während seiner Entwickelung durchläuft, findet man in der Litteratur wenige in einer grossen Anzahl von Arbeiten zerstreute Angaben. In keiner von diesen Arbeiten findet sich ein vollständiger und systematischer Bericht, der sich von der Epoche, in welcher die erste Abgrenzung der Darmhöhle nach vorne hin anfängt, bis zu jener Zeit, in der der Vorderdarmscheitel seine definitive Lage erreicht hat, erstrecken würde. —

Über die jüngeren Stadien der Entwickelung finden wir nur einige Andeutungen in jenen Arbeiten, welche nur die Entwickelung des Kopfes oder aber im allgemeinen die Entwickelung irgend eines Reptils behandeln.

Dagegen liegen bezüglich vorgeschrittener Stadien eine weit grössere Anzahl von Beobachtungen vor, aber auch aus diesen entnehmen wir bloss, dass bei vielen Reptilien zu einer bestimmten Zeit ihrer Entwickelung eine äusserste Portion des

[1]) Was die Bedeutung des Wortes „präoraler Darm“ anbetrifft, berufe ich mich auf das schon in einer früheren Arbeit über den präoralen Darm der Vögel Gesagte. Ich fasse den präoralen Darm in einem weiteren Sinne auf als Kupffer, denn er enthält jene ganze Portion des Vorderdarmes, die der Bildung des Stomadeums und des definitiven Darmscheitels (Pharynxgewölbe) vorangeht welche Portion äusserst variabel ist und sich in fortwährender Reduktion befindet, weil sie in einer Region des Embryo eingeschlossen liegt, die grossen Veränderungen unterworfen ist.

Darmes sich im allgemeinen von dem übrigen Darm in Form einer kompakten Zellmasse trennt (Coelenteric-zone von Orr, Präcordalplatte von Oppel, entodermale Zwischenplatte von Davidoff, terminale Zellmasse von Corning, ammasso-entodermale von Dorello).

Aus dem grössten Teile der mitgeteilten Beobachtungen können wir jedoch nicht entnehmen, auf welche Art, zu welcher Zeit und wodurch bedingt diese Trennung stattfindet und ob der beobachtete getrennte Teil immer in jedem Falle und bei allen Stadien derselbe ist.

Die Ursache dafür ist wohl in dem Umstande zu suchen, dass die angestellten Untersuchungen von zu sehr vorgeschrittenen Stadien ihren Ausgang nehmen oder dass sie sich auf eine Reihe nicht kontinuierlicher Entwickelungsstadien beziehen.

Eine Ausnahme in dieser Richtung macht nur die im Jahre 1899 erschienene Arbeit von Davidoff (2), in der wir beim Gecko (Platydactylus mauritanicus) einige jüngere Entwickelungsphasen des präoralen Darmes[1]) beschrieben finden, aber auch diese Arbeit darf nicht als vollständig angesprochen werden, sowohl wegen der geringen Anzahl von vorgeführten Stadien als auch wegen der allzugrossen Verschiedenheit, die zwischen den einzelnen untersuchten Stadien besteht.

Es ist mir nun gelungen, mich in den Besitz einer sehr guten Serie von Embryonen des Gongyllus ocellatus zu setzen die ohne bemerkenswerte Lücken von einem Stadium, in dem kaum die Andeutung eines ersten Paares von Ursegmenten wahrnehmbar ist, bis zu jenem reicht, in dem die Pharynxmembran vollständig verschwunden ist und der Darmscheitel seine definitive Lage erreicht hat und ich will es mir in dieser vorliegenden Arbeit zur Aufgabe machen, alles, was ich bei diesen Em-

1) Es wird in dieser Arbeit die Art und Weise studiert, in der die Massa entodermica praeoralis sich entwickelt und trennt.

bryonen in Bezug auf den präoralen Darm beobachten konnte, bis ins Detail zu beschreiben.

Aus dieser Beschreibung wird klar hervorgehen, wie sich sowohl bei den Sauriern als auch bei den Vögeln an der äussersten vorderen Portion des Darmes eine Reihe von Umwandlungen vollziehen, die zu einer langsamen aber andauernden Obliteration und infolgedessen zu einem langsamen Schwunde seiner distalen Portion führen und wie diese Phänomene eng mit anderen Vorkommnissen, die sich während der Entwickelung des embryonalen Kopfes abspielen und insbesondere mit der progressiven Krümmung des Hirns und mit der Ausbildung der Anlage des Schädels verknüpft sind. Die untersuchten Embryonen wurden in Essigsäure-Sublimat fixiert und mit Hämalaun und Eosin gefärbt. Sie wurden sodann grösstenteils in Sagittalschnitte zerlegt, wobei ich dieselbe Methode benützte, die ich seiner Zeit bei der Beschreibung der Verhältnisse der Vögel mitgeteilt habe.

Geschichtliche Bemerkungen.

In den Arbeiten von Strahl (9) über die Entwickelung der Lacertilia finden wir einige jüngere Phasen der Entwickelung des präoralen Darmes der Saurier sehr klar beschrieben.

Strahl führt uns in seiner Arbeit vier gute Stadien vor und es ist bloss beklagenswert, dass sich zwischen seinem dritten und vierten Stadium eine grosse Lücke befindet, weshalb uns gerade die interessantesten Veränderungen, welche sich in den zwischenliegenden Stadien vollziehen, verborgen bleiben. —

Das erste Stadium betrifft einen Embryo von Lacerta agilis mit nur 1—2 Ursegmenten, von dem ein medialer Sagittalschnitt in Fig. 2 auf Taf. 1 abgebildet ist.

Das Ecto- und Entoderm sind voneinander nett abgegrenzt und der Sulcus limitans anterior ist sehr tief. Dieser Tiefe wegen

hat sich eine ausgedehnte vordere Wand des Primitivdarmes gebildet, welche sich fast senkrecht auf der dorsalen liegend, darbietet. Der vordere Entodermwinkel[1]) ist jedoch abgerundet.

Das zweite Stadium betrifft einen Embryo mit 3—4 Ursegmenten. Der Sulcus limitans anterior hat sich unter das Kopfende des Embryo gebogen; daher begann sich, auf eine kurze Strecke hin, auch die ventrale Wand des Vorderdarmes zu bilden. Der Darmscheitel hat an dieser Stelle die Form eines Gewölbes angenommen, mit einem dorsalen Winkel zwischen dorsaler und vorderer Wand und mit einem ventralen zwischen vorderer und ventraler Wand. Das Entoderm hat sich in die Chorda dorsalis und das Entoderm der dorsalen Darmwand differenziert.

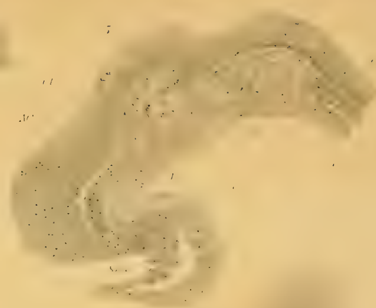
Das dritte Stadium betrifft einen nur wenig weiter entwickelten Embryo. Der Sulcus limitans anterior hat sich nicht nur unter das Kopfende des Embryo gebogen, sondern auch dorsalwärts gewendet (wie aus dem in Fig. 4, Taf. 1 von Strahl abgebildeten medianen Sagittaldurchschnitte hervorgeht). Daher besitzt der äusserste Abschnitt des Vorderarmes nicht nur eine ventrale, sondern auch eine hintere Wand.

Kurz, es hat der Darmscheitel die charakteristische Form eines Hakens mit einer Art von Tasche angenommen, die sich ventralwärts krümmt und deren Scheitel bestimmt dem ventralen Winkel des vorangehenden Stadiums entspricht. Das vierte Stadium endlich ist durch einen Embryo vertreten, bei dem 4—6 Paare von Ursegmenten entwickelt sind. Auf dem sagittalen Durchschnitte erscheint die Tasche des vorhergeschilderten Stadiums vollständig verschwunden und der Vorderdarm endigt nach Art eines blinden Sackes.

[1]) Als vorderen Darmwinkel bezeichne ich den, welcher die vordere Grenze der Darmhöhle bildet und der auch fälschlich als Pharynxwinkel bezeichnet wird.





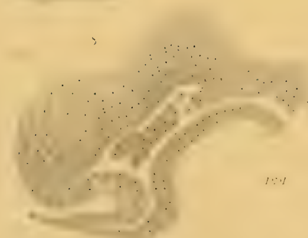












Hoffmann (5) sagt in seiner Entwickelung der Reptilien auch nichts anderes. Er wiederholt nur das von Strahl Gesagte, ja er hat sogar seine Fig. 3 nachgebildet, in der uns der Sagittaldurchschnitt des dritten Stadiums vorgeführt wird.

Bemerkenswert ist die Thatsache, dass His (4) in seiner Abhandlung über die vergleichende Morphologie des Hirns vollständig über die Verhältnisse bei den Reptilien schweigt, während er uns Verschiedenes über den Kopfdarm der Fische, Amphibien, Vögel und Säugetiere angiebt, und durch Abbildungen illustriert.

Orr (6) beschreibt einen Embryo von Anolis sagraei mit 4 Ursegmenten. bei dem die Kopfkrümmung schon deutlich zu erkennen ist. Er führt uns jedoch diesen Embryo in Querschnitten vor, und sagt, dass das Entoderm in ihm blindsackförmig im Kopfe endigt und dort das Rudiment des Kopfdarmes bildet.

Umfassendere und genauere Angaben finden wir in Cornings Arbeit (1), der uns einen Embryo von Lacerta muralis mit einem einzigen Paare von Ursegmenten und 6 Embryonen von Lacerta viridis mit einer Anzahl von Ursegmenten (Paaren), die zwischen 1 bis 3 wechseln, vorführt. Solche Embryonen sind sehr lehrreich und es ist schade, dass die Schnitte bei den meisten von ihnen infolge einer schon zu starken Krümmung des embryonalen Kopfes nicht genau sagittal ausgefallen sind.

Der jüngste Embryo ist offenbar der von Lacerta muralis; er besitzt bloss ein Paar von Ursegmenten, aber der Sulcus limitans anterior zeigt schon eine beträchtliche Tiefe. Das Entoderm biegt sich an seinem vorderen Ende ventralwärts und bildet so einen sehr stumpfen Winkel (Angulus entodermicus anterior); die vor dem Winkel bestehende Portion des Entoderms verdickt sich stark, während die Differenzierung der Chorda dorsalis nicht bis zum Winkel herangeht. Der zweite Embryo (Lacerta viridis) erscheint etwas in der Entwickelung vorgeschritten, obwohl Corning diesbezüglich keine genauere Äusserung über den

Stand der Ursegmentbildung macht. Der Sulcus limitans anterior ist tiefer und beginnt sich caudalwärts zu krümmen. Die Schnittebene ist nicht genau sagittal ausgefallen; daher erscheint im hinteren Teile des Schnittes, von dem uns Corning eine Abbildung vorführt, das Mesoderm.

In diesem Embryo bildet das Entoderm, indem es sich nach vorne, um die Höhle des Primitivdarmes ihn begrenzend krümmt, zwei Einbuchtungen, von denen die vordere dem Darmscheitel selbst entspricht, während die andere seiner dorsalen Wand angehört. Die beiden Einbuchtungen liegen sehr nahe bei einander und das Entoderm, das dieselben miteinander verbindet, erscheint sehr verdickt. An der dorsalen Einbuchtung sieht Corning ein Produkt des vorderen Entodermwinkels des vorhergehenden Stadiums, in der vorderen aber eine neue Bildung.

Im dritten Embryo (Lacerta viridis) findet man den Sulcus limitans anterior noch etwas stärker ausgebildet und vertieft, und die beiden Einbuchtungen sind weiter auseinander gerückt. Corning glaubt in der stärkeren Krümmung des Kopfes die Ursache für diese Erscheinung zu sehen. Der Sulcus limitans anterior des vierten Embryos (Lacerta viridis) hat, in seiner Ausbildung, weitere Fortschritte gemacht und so hat sich ein guter Teil der ventralen Wand des Vorderdarmes gebildet. Es hat sich somit die vordere Einbuchtung ventral verschoben, während die dorsale viel tiefer geworden ist. Das Entoderm zwischen den beiden Einbuchtungen aber erscheint sehr verdünnt.

Der fünfte Embryo (Lacerta viridis) steht im allgemeinen auf der gleichen Entwickelungsstufe wie der vorige. Die vordere Einbuchtung hat sich jedoch bei ihm tiefer und sackförmig gestaltet, während die Entodermlamelle, die sie mit der dorsalen vereinigt, den epithelialen Charakter eingebüsst hat und in der Form einer beträchtlichen Zellanhäufung erscheint.

Bei dem sechsten Embryo wieder (Lacerta viridis) erscheint

die vordere Einbuchtung von geringerer Ausdehnung, obwohl die Zellanhäufung, die sie mit der dorsalen verbindet, auch hier stark in die Augen springt.

Bei dem siebenten Embryo (Lacerta viridis) endlich lassen sich Verhältnisse feststellen, die denen des 2. und 3. Stadiums ganz ähnlich sind.

Corning beschreibt also bei Lacerta Embryonen mit 1 bis 3 Ursegmenten im Gebiete des Darmscheitels zwei Einbuchtungen; eine dorsale und eine vordere. Die dorsale ist die zuerst auftretende und die einzige, die bei dem jüngsten Embryo wahrgenommen wurde. Die andere entwickelt sich später und als Folge erscheinung der progressiven Krümmung des Kopfes. Corning bringt die dorsalen Einbuchtungen in einen Zusammenhang mit der Bildung der prämandibulären Kopfhöhlen. Doch macht er keine weiteren Angaben mehr über das Schicksal dieser Einbuchtungen.

Davidoff (2) hat spezielle Studien über den präoralen Darm des Platydactylus mauritanicus und der Lacerta muralis angestellt. Er versteht unter präoralem Darm das gleiche wie Kupffer; auch erblickt er in der von ihm beschriebenen Bildung ein Homologon der von Kupffer bei Ammocoetes und Acipenser beschriebenen präoralen Entodermbucht.

Er schildert uns von Platydactylus 3 besonders interessante Entwickelungsstadien.

Das erste hat bloss 2 Paare von Ursegmenten; der Sulcus limitans anterior ist weniger tief als bei den Embryonen des ersten Stadiums von Strahl und von Corning und der vordere Entodermwinkel ist ein rechter. In einer beträchtlichen Entfernung caudal von diesem Winkel ist das Entoderm in die Chorda und das Ectoderm der dorsalen Darmwand getrennt (sekundäres Entoderm). Im allgemeinen handelt es sich um ein weit jüngeres Entwickelungsstadium als jenes von Strahl.

Der zweite Embryo besitzt 7 Paare von Ursegmenten, ist

aber, was die Entwickelung anbelangt, weit vorgeschritten. Obwohl nämlich der Neuroporus anterior noch offen ist, ist doch schon die Scheitelkrümmung gut ausgebildet. Das Stomadaeum ist ebenfalls gut ausgebildet und auch die Membrana pharyngea bilaminaris. Bei diesem Embryo verlängert sich der Darm kopfwärts bis in den Winkel hinein, den die Kopfkrümmung in Form eines Divertikels bildet, der als ein schmaler Spalt erscheint. Dieser Spalt setzt sich nach vorne nicht parallel mit der Achse der Darmhöhle fort, sondern bildet mit dieser einen dorsal offenen Winkel. Davidoff versucht diese Thatsache dadurch zu erklären, dass er annimmt, dass die dorsale Wand des Darmscheitels sich gegen die ventrale bis zur Berührung vorgeschoben hätte, wodurch er zur Obliteration der Höhle des Darmscheitels gekommen wäre. — Die Chorda dorsalis übergeht infolgedessen mit ihrem vorderen Anteile in die dorsale Wand des Divertikels. Diese Bildung also nennt Davidoff „präoralen Darm“ und hält sie für den Rest jener äussersten vorderen Portion des Darmes, die im vorhergehenden Stadium dem Angulus entodermicus anterior entsprochen hat, und die wir als das Homologon des präoralen Entodermsackes von Kupfer bezeichnet haben.

Der soeben besprochene Embryo ist beträchtlich weiter entwickelt als der uns von Strahl vorgeführte ältere von Lacerta, in welchem der ursprüngliche Scheitel des Darmes bereits eine deutliche und bemerkenswerte Reduktion erlitten hatte; es liegt deshalb die Vermutung nahe, dass man auch beim Gecko eine die zwei beschriebenen Stadien verbindende Zwischenstufe wird finden können.

Der dritte Embryo Davidoffs zeigt 12 Ursegmente; bei ihm ist die letzte Spur eines Lumens des oben besprochenen Divertikels verschwunden, so dass es sich nur noch in Form einer Zellmasse erhält, die einerseits mit dem neuen vorderen Darmscheitel, andererseits mit dem äussersten vorderen Anteile der Chorda in Verbindung steht. Diese Zellmasse, die von

Davidoff Lamina entodermalis mediana genannt wird, stellt in der Folge die Verbindung zwischen den prämandibulären Kopfhöhlen her.

Schliesslich giebt uns Dorello (3) die Beschreibung zweier guter Entwickelungsstadien von Seps chalcydes.

Der erste Embryo besitzt vier Ursegmente. Er zeigt das Neuralrohr in seinem vorderen Abschnitte noch weit offen, dessen Bodenlamelle gleichzeitig die Andeutung einer Krümmung erkennen lässt. Der Sulcus limitans anterior erscheint bereits an die Ventralseite des Kopfes verlagert und es hat sich im Zusammenhange damit schon auf eine beträchtliche Strecke weit die ventrale Wand des Vorderdarmes gebildet.

Auf einem medianen Sagittaldurchschnitte, den er abbildet, sieht man den Darmscheitel einen spitzen Winkel bilden und sich merklich ventralwärts abbiegen.

Der zweite Embryo besitzt neun Ursegmente und das Neuralrohr ist schon ziemlich abgebogen, obwohl dessen vorderster Anteil noch ziemlich weit offen ist. Auf dem medianen Sagittaldurchschnitte sieht man wie sich das vorderste Ende des Darmes nach Art eines Divertikels gegen die Anlage des Infundibulum einbuchtet und wie er ventral an die erste Anlage des ektodermalen Hypophysendivertikels grenzt.

Die zwei Embryonen zeigen jedenfalls sehr lehrreiche Verhältnisse und es ist bloss schade, dass man keine komplette Serie zur Hand hat.

Sind nun die Beobachtungen über die jüngeren Entwickeungsstadien, das heisst, über die, welche jenen vorhergehen, in denen die Bildung der Zellmasse erfolgt, welche die meisten Autoren als Rest des präoralen Darmes auffassen, ziemlich spärlich und wenig vollständig, so sind dieselben um so zahlreicher, wenn es sich um ältere Stadien handelt, obwohl auch hier der Gegenstand gewöhnlich nur indirekt behandelt wurde und

das Hauptaugenmerk bei den Untersuchungen auf die Kopfhöhlen gerichtet war.

Alle diese Arbeiten schliessen an die Untersuchungen von Dohrn und Kupffer an und haben, da sie als Ausgangspunkt solche Entwickelungsstadien nehmen, in denen der präorale Darm nur noch in geringen Resten nachweisbar ist, ein geringeres Interesse für uns. Über diese Arbeiten habe ich ausführlich in meiner früheren Arbeit (7) gesprochen; (Ursprung und Bedeutung der lateralen Grübchen der Hypophysis und der prämandibulären Höhlen), deshalb glaube ich sie hier übergehen zu dürfen.

Eigene Untersuchungen.

Das von mir untersuchte Embryonenmaterial habe ich nach der Zahl der Ursegmente in 16 Entwickelungsstadien eingeteilt. Die Beschreibung stützt sich hauptsächlich auf Sagittalschnitte, aber von jedem Stadium wurden auch Frontal- und Querschnittserien angefertigt und studiert, wobei als Längsachse des Embryo die Achse des Vorderdarmes angenommen wurde.

Die Textfiguren wurden mit Hilfe der Camera bei schwacher Vergrösserung hergestellt. — Die Tafelfiguren dagegen zeigen wieder gewisse Teile der Textfiguren, die für uns, wie der Darmscheitel, grösseres Interesse hatten, bei stärkerer Vergrösserung.

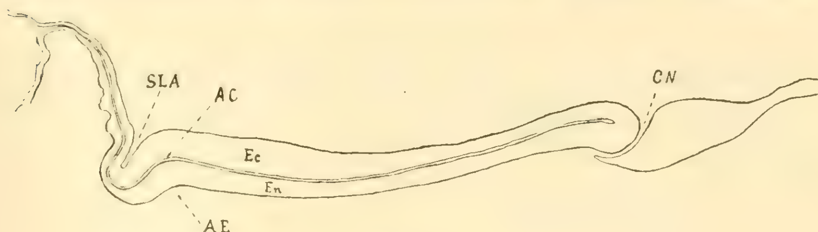
Die Entwickelungsmetamorphosen, die der Darmscheitel beim Gongylus erleidet, folgen rasch aufeinander; daher sah ich mich genötigt eine grosse Anzahl von Embryonen zu studieren und viele aufeinanderfolgende Stadien zu untersuchen. —

I. Stadium.

Der erste Embryo, dessen Verhältnisse ich beschreiben will, besitzt nur ein paar in Abgrenzung begriffene Ursegmente.

Kopfwärts sind sie schon vom übrigen Gewebe differenziert, caudalwärts jedoch sind sie noch nicht genau abzugrenzen. Der Sulcus limitans anterior ist wenig tief; so dass das Kopfende kaum abgehoben erscheint. Dieser Embryo wurde in Sagittalschnitte zerlegt und der Schnitt, der der Mittelebene am nächsten ist, wurde in seinen Umrissen in der Textfigur 1 wiedergegeben, während die vordere Portion des genannten Schnittes stark vergrössert in seinen Details in Fig. 1 der Tafel dargestellt wurde.

Der Medianschnitt zeigt uns das Ectoderm vom Entoderm scharf getrennt. Das erstere (Fig. 1, Ec) verdickt sich allmählich nach vorne hin und krümmt sich hierauf ventralwärts



Textfigur 1.

gegen den Sulcus limitans (SLA), um sich schliesslich in das ectodermale Blatt des Proamnios fortzusetzen. Als vorderen Ectodermwinkel bezeichne ich den Winkel, den das Ectoderm bei seinem Übergang in den Sulcus limitans bildet (Fig. 1, A C).

Das Entoderm (Fig. 1, E N) ist um einiges dünner, nimmt aber auch nach vorne an Dicke zu und bildet auch einen ventralwärts offenen Winkel, der dem des Ectoderms entspricht und in ihm gewissermassen eingetragen ist. Diesen Winkel nenne ich vorderen Entodermwinkel (Fig. 1, A E).

Das Entoderm sieht aber nicht in seiner ganzen Ausdehnung gleichartig aus. In seiner hinteren Hälfte bemerkt man schon ganz deutlich eine Trennung in Chorda dorsalis und dorsale Wand des Primitivdarmes (sekundäres Entoderm nach

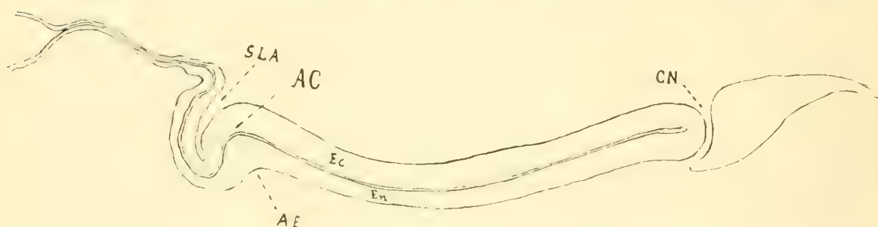
Davidoff), während diese Differenzierung nach vorne zu aufhört und dort hat man eine einzige Schichte von unregelmässigen und in verschiedener Ordnung verteilten Elementen, die ich undifferenziertes Entoderm nenne (primäres Entoderm nach Davidoff).

Nach vorne vom vorderen Entodermwinkel ändert sich die Struktur des Entoderms und seine Elemente nehmen einen cylindrischen Charakter an und ordnen sich nach Art eines Epithels.

Auf lateralen Schnitten ändern sich die Verhältnisse nur was die Chorda dorsalis anbetrifft.

II. Stadium.

Der Embryo, an dessen Beschreibung ich jetzt schreiten will, ist nur um weniges weiter entwickelt als der vorige. Er



Textfigur 2.

lässt zwei Paare von Ursegmenten erkennen, die scharf von einander getrennt sind, aber kopfwärts und caudalwärts noch verschwommene Grenzen darbieten.

Der Medianschnitt durch diesen Embryo wurde schematisch in seiner ganzen Ausdehnung in der Textfig. 2 abgebildet.

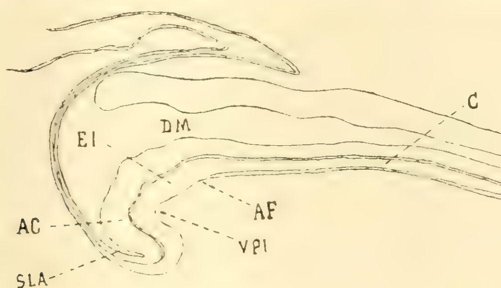
Bei diesem Embryo erscheint der Sulcus limitans anterior tiefer (SLA) und infolgedessen auch sein Kopfende besser abgehoben. Der vordere Ektodermwinkel AC ist viel deutlicher ausgeprägt als im vorhergehenden Stadium, während der ihm entsprechende vordere Entodermwinkel sich etwas stumpfer er-

halten hat. Dafür zeigt sich das Entoderm hier stark verdickt (Fig. 2, AE). Die Differenzierung der Chorda dorsalis ist nach vorne zu vorgeschritten, daher erscheint die Ausdehnung des undifferenzierten Entoderms verringert.

Auch in diesem Stadium bieten lateralgeführte Schnitte keine bemerkenswerten Unterschiede dar, die eine weitere Beschreibung notwendig machen würden.

III. Stadium.

Dieser Embryo besitzt drei Paare von Ursegmenten, von denen die zwei ersten Paare vollständig voneinander getrennt



Textfigur 3.

sind, während das dritte Paar nach hinten unvollständig abgegrenzt erscheint. Die Medullarrinne ist noch weit offen, obwohl die Medullarwülste schon ziemlich erhoben erscheinen. Ihr Boden aber beginnt sich im Bereiche ihres Kopfteiles bereits ventralwärts zu krümmen.

Die Textfigur 3 zeigt uns die Umrisse eines medianen Sagittaldurchschnittes durch diesen Embryo. In die Zeichnung dieses Schnittes wurde aber auch und zwar nach dem ersten seitlichen Schnitte, der denselben trifft, der Medullarwulst eingezeichnet, um besser zeigen zu können, auf welcher Entwickelungsstufe sich das Centralnervensystem befindet. Wie gewöhnlich wurde die vordere Portion dieses Schnittes auf Fig. 2 der Tafel wiedergegeben.

Wenn man diese Schnitte näher betrachtet, so nimmt man wahr, wie der Sulcus limitans anterior (SLA) sich beträchtlich vertieft hat und wie er anfängt, sich unter das Kopfende des Embryo vorzuschieben, wodurch auf eine Strecke weit eine ventrale Wand des Kopfdarmes gebildet wird. Infolgedessen nimmt jene Bildung, die wir in den jüngeren Stadien als vorderen Entodermwinkel (AE) angesprochen haben, hier den Charakter und den Platz des vorderen Darmscheitels (VPI) ein. Die dorsale Wand des Primitivdarmes läuft aber nicht gerade bis zu diesem Scheitel hin, sondern krümmt sich bevor sie ihn erreicht und bildet so einen deutlichen ventralwärts offenen stumpfen Winkel (Fig. 3, AF). Diesem Winkel entspricht aber nicht nur eine deutliche Krümmung des Entoderms, sondern auch eine solche des darüberliegenden Ectoderms, das den Boden der Medullarrinne bildet. Wie sich diese Krümmung in den folgenden Entwickelungsstadien verhält und weiter bildet, werden wir später sehen. Sie ist die erste Andeutung der Kopfkrümmung. Das Entoderm erscheint bis zu diesem zuletzt beschriebenen Winkel hin in Chorda und dorsale Darmwand differenziert. Von hier an bildet es eine einheitliche Schichte von beträchtlicher Dicke, die an Volumen bis zum Darmscheitel immer mehr zunimmt und deren Elemente keine bestimmte, regelmässige Anordnung zeigen (Fig. 3, EI). Nachdem diese Schichte den Darmscheitel überschritten hat, ordnen sich ihre Elemente zu einer Platte einfachen Cylinderepithels um, welche sich dem Grunde des Sulcus limitans anterior entsprechend umbiegt und sich in die entodermale Lamelle des Proamnios fortsetzt, wobei sich ihre Elemente immer mehr abplatten.

Aus dem Mitgeteilten folgt, dass zwischen Winkel AF und Darmscheitel VPI das Entoderm in seiner ursprünglichen Form weiter bestehen bleibt, da sich die Differenzierung der Chorda auf diesen Abschnitt noch nicht erstreckt und also hier auch die dünne epitheliale Darmwand noch nicht gebildet ist.

Betrachtet man lateralgeführte Schnitte näher, so sieht man, dass sich diese Zellmasse auch lateralwärts über die Grenzen der Chorda hinaus erstreckt, wo man ihre Fortsetzung in Form einer Zellanhäufung zwischen dorsaler Darmwand und Boden des Neuralrohres eingeschoben findet. Dies kann man insbesondere sehr deutlich an solchen Schnitten verfolgen, an denen im hinteren Teile des Embryo die Ursegmente getroffen wurden.

In den seitlichsten Teilen des embryonalen Kopfes aber verschwindet diese Zellanhäufung ganz allmählich. Auf Fig. 3 der Tafel ist ein derartiger Schnitt abgebildet. Es ist der siebente Schnitt von der Medianebene an gerechnet. An demselben sehen wir nun sehr deutlich in PDI wie die dorsale Darmwand seitlich von der Chorda aus einer einzigen Lage von kubischen Zellen besteht und wie sich über ihr die Zellanhäufung MC befindet, welche die seitliche Fortsetzung der für den Medianschnitt beschriebenen undifferenzierten Entodermstrecke bildet. Nach rückwärts aber setzt sich diese Zellanhäufung ins Mesoderm fort (M S). Weiter caudalwärts jenseits der Grenzen der Figur sieht man die schon beschriebenen drei Paare von Ursegmenten.

IV. Stadium.

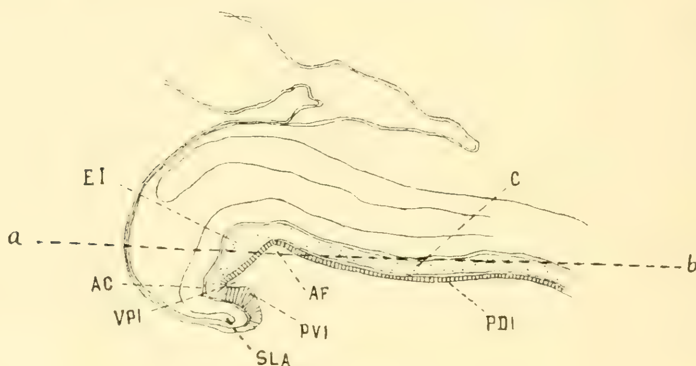
Dieses Stadium betrifft Embryonen mit vier Paaren von Ursegmenten. Ich werde zwei derartige Embryonen beschreiben, die uns das Studium zweier unmittelbar aufeinanderfolgender Entwickelungsphasen gestatten.

Die Medianschnitte durch diese Embryonen sind in den Textfiguren 4 und 5 wiedergegeben.

Der erste Embryo (Fig. 4 des Textes) zeigt uns die jüngere Phase. Der Sulcus limitans anterior hat weitere Fortschritte gemacht, und daher ist die ventrale vordere Darmwand auf eine weitere Strecke hin entwickelt als dies im vorhergehenden

Stadium der Fall war. Gleichzeitig ist aber auch die Kopfkrümmung stärker geworden. Im Zusammenhange damit lassen sich zwei interessante Thatsachen feststellen: erstens hat der Darmscheitel, der in dem früheren Stadium bloss die Form eines einfachen Winkels hatte, die Form eines Infundibulum sacciforme (Fig. 4 VPI) angenommen, das sich in den Angulus ectodermicus anterior AC vorschiebt, so dass dieser bereits kleiner als ein rechter Winkel geworden ist.

In dem vorigen Stadium verlaufen die beiden Blätter des Ecto- und Entoderms bezüglich der Biegungen, die sie machen, einander parallel (Anguli anteriores et flexio cephalica).



Textfigur 4.

In diesem Stadium dagegen erhält sich der Parallelismus wohl an der ventralen Wand des Darmscheitels nicht, aber an der dorsalen. Hier bleibt auch thatsächlich die Darmwand gerade, anstatt dass sie dem Winkel folgen würde, den der Boden des Medullarrohres zwischen der Anlage des Vorder- und Mittelhirns bildet. Eine Folge davon ist, dass der vordere Entodermwinkel, der zum Darmscheitel wurde, viel enger ist als der Angulus ectodermicus anterior, in den er hineinragt. Dies geht besonders klar aus der Betrachtung der Fig. 4 des Textes hervor.

In zweiter Linie ist jener sekundäre Winkel des Entoderms AF, der im vorhergehenden Stadium, durch die beginnende Kopfkrümmung bedingt, entstanden ist, tiefer geworden, und bildet eine echte und eigene Einbuchtung der dorsalen Darmwand, welche Einbuchtung der hinteren Grenzen der bisher gebildeten Portion des Vorderdarmes entspricht. Bei genauer Betrachtung des Entoderms sieht man nun, dass die Chorda bis zur Höhe des Winkels AF gut differenziert ist, von hier aus dagegen lässt sich eine eigentliche Trennung nicht mehr wahrnehmen, indem sich das Entoderm als eine eigentliche dichtere Schichte zeigt. Dennoch zeigen die Elemente dieser Schichte, die an der unmittelbaren Begrenzung der Darmhöhle beteiligt sind, eine Spur von epithelialer Anordnung. Wir können daher auch jetzt noch behaupten, dass wir in diesem Stadium ein gutes Stück von undifferenziertem Entoderm vorfinden, welches sich vom Winkel AF bis zum Scheitel des Infundibulum VPI erstreckt. Dieses Stück zeigt in der Mitte die grösste Dicke.

Verfolgt man das Entoderm über den Darmscheitel hinaus, so gelangt man zu dem kurzen Stücke der bisher gebildeten ventralen Darmwand PVI, das aus einer einzigen Reihe von hohen Cylinderzellen besteht.

Die gleiche Anordnung sieht man auf allen jenen Schnitten, an denen die Chorda getroffen ist; überschreiten wir aber die laterale Grenze der letzteren, so sehen wir wie an ihrer Stelle das Mesoderm tritt und zwar betrifft dies jenes ganze hintere Stück des Embryo, im Bereiche dessen die Chorda von der dorsalen Darmwand getrennt ist, d. h. von AF nach rückwärts. Das undifferenzierte Entoderm aber setzt sich seitwärts weit über die Grenzen der Chorda hinaus in Form einer ausgedehnten Zellanhäufung fort.

Diese Thatsache konnte ich sehr gut auch an einem gleichalten Embryo studieren, der in Frontalschnitte zerlegt worden war. Die Schnittrichtung ist in Fig. 4 des Textes durch die

Linie a – b angezeichnet, die der Lage des in Fig. 4 der Tafel abgebildeten Schnittes entspricht.

Auf dieser Tafelfig. 4 sieht man in PDI den Schnitt jenes Darmwandtraktes, der in Fig. 4 des Textes zwischen AF und VPI liegt; über diesem Schnitte ist in M der Boden des Medullarrohres getroffen, und zwischen beiden Bildungen ist die Zellmasse MC eingeschoben, die uns den Frontalschnitt des undifferenzierten Entoderms darstellt. Diese Zellmasse ist von beträchtlicher Dicke und Dichte, erstreckt sich seitwärts über die ganze Breite des Darmes und ist scharf vom übrigen Gewebe getrennt.

* * *

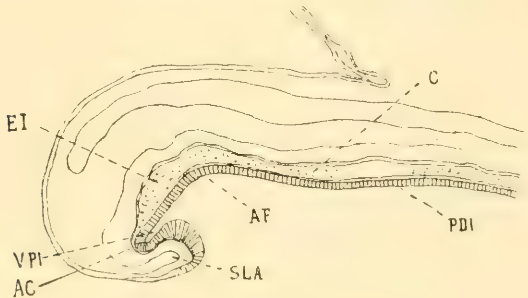
Der zweite Embryo, den ich nun beschreiben will, ist viel weiter entwickelt als der vorangehende, obwohl ich nicht in der Lage bin, bei ihm eine grössere Anzahl von Ursegmenten nachzuweisen. Er bietet uns Gelegenheit ein vorgeschrittenes Stadium der Entwickelung des präoralen Darmes zu beobachten. Der Medianschnitt ist in Fig. 5 des Textes und Fig. 5 der Tafel abgebildet.

Der Sulcus limitans anterior ist noch tiefer geworden und hat eine nach hinten und dorsalwärts schiefe Richtung angenommen. Infolgedessen hat sich der vordere Ectodermwinkel AC, der beim vorhergehenden Embryo nahezu ein rechter war, zu einem spitzen umgewandelt und das Darmdivertikel VPI, das ihm entspricht, hat die Länge und die Form eines wirklichen Sackes angenommen, der schief nach vorne und ventralwärts gerichtet ist.

Im übrigen hat die Kopfkrümmung wenig Fortschritte gemacht und auch die Chorda hat sich nach vorne zu nur um Weniges weiter differenziert. All das geht klar aus der Fig. 5 der Tafel hervor.

Bei diesem Embryo können wir also viel besser ein Verhältnis beobachten, das zwar schon bei den vorhergehenden, wenn auch noch weniger auffallend, zu erkennen war.

Der Embryo wurde in 25 Schnitte zerlegt; die vordere Darmgrenze kann man auf 16 Schnitte verfolgen und zwar vom sechsten bis inclusive 21, während man den oben beschriebenen Sack nur durch 6 Schnitten verfolgen kann und zwar vom 11. bis 16. inclusive. Diese Thatsache zeigt klar wie diese äusserste vordere Portion des Darmes, dieser primitive Darmscheitel, neben einer Verkleinerung des dorso-ventralen Durchmessers, durch die Richtung, welche der Sulcus limitans anterior angenommen hat, bedingt auch eine beträchtliche Verkürzung seines transversalen Durchmessers erleidet.



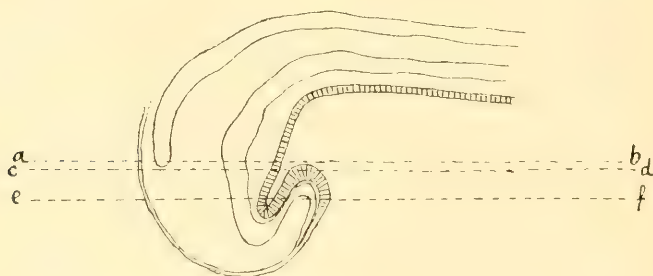
Textfigur 5.

Dabei sind an diesem Embryo gewisse Dinge, die schon an dem früher beschriebenen erkennbar waren, viel klarer geworden.

Wenn man die Tafelfigur 5 betrachtet, so sieht man wie die Differenzierung des Entoderms in Chorda und in die dorsale Darmwand sich bis zur Höhe des Winkels AF erstreckt. Weiter nach vorne finden wir undifferenziertes Entoderm, das eine beträchtlich dicke Zellanhäufung bildet. Und diese Zellanhäufung erstreckt sich seitwärts nicht nur über die Grenzen der Chorda, sondern auch über die des Darmsackes selbst hinaus.

Die Tafel-Fig. 6 zeigt uns einen Schnitt der um 6 Schnitte weiter lateral liegt als der in Tafel-Fig. 5 wiedergegebene. An diesem Schnitte ist der Entodermsack selbst verschwunden und

wir finden seine letzten Spuren nur noch in der Zellmasse M S. vor, die aber einen Flachschnitt durch seine Wand darstellt. Die Wand des Darmscheitels wird hier von einfachem Cylinderepithel gebildet (PD) aber vor ihr, zwischen dem Boden der Medullarrinne M und der Darmscheitelwand, sieht man die Zellanhäufung MC, die nichts anderes ist, als die Fortsetzung jener undifferenzierten Zellanhäufung des Entoderms, die in Fig. 5 abgebildet wurde. Um genauer zu sein, müssen wir diese Anhäufung als eine Art seitlicher Ausladung der Chorda betrachten, indem an dieser Stelle das Zellmaterial der Darmwand vollständig unabhängig ist.



Textfigur 6.

Die beschriebene Zellanhäufung erscheint vom umliegenden Gewebe infolge der grösseren Dichte ihrer Elemente vollständig abgegrenzt und dies lässt sich auch noch an 2 bis 3 weiter lateral gelegenen Schnitten erkennen, dann aber wird die Abgrenzung allmählich undeutlich. Weiter nach rückwärts finden sich in demselben Schnitte die Ursegmente.

*

* *

Bevor ich auf die Beschreibung eines anderen Stadiums übergehe, möchte ich das, mit Rücksicht auf die soeben angeführten Thatsachen an Frontalschnitten, beschreiben.

Der in Betracht kommende Embryo ist allerdings etwas weiter entwickelt als der vorige, da an ihm ein fünftes Paar



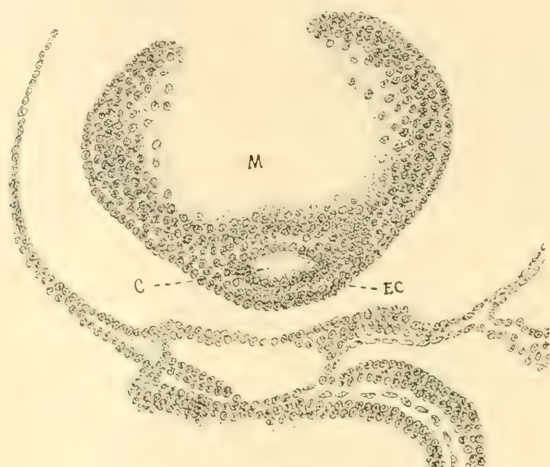




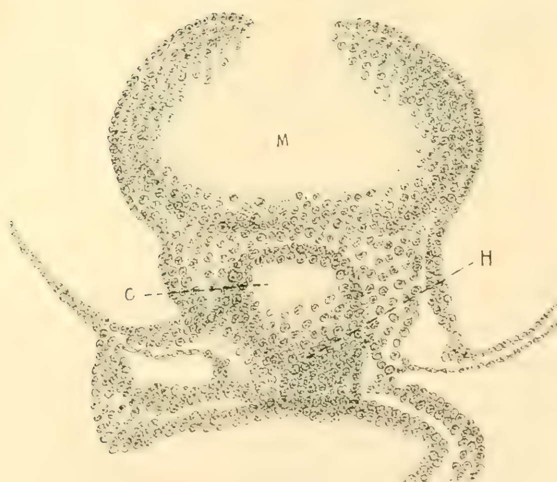




von Ursegmenten zu erscheinen beginnt. Trotzdem ist er jedoch für unsere Zwecke sehr gut brauchbar.



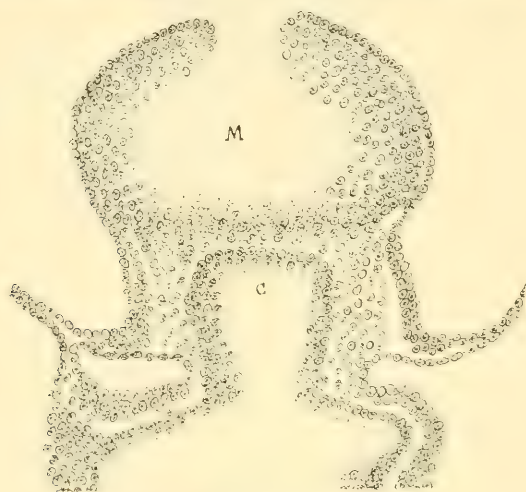
Textfigur 7.



Textfigur 8.

Er wurde in 38 Schnitte zerlegt, entsprechend einer durch die Linien a—b, c—d, e—f der Textfigur 6 angegebenen Ebene. Die Figuren 7, 8, 9 betreffen die Schnitte 13, 17 und 18, —

die ich von der frontalen an nach der dorsalen Ebene zähle. Der Schnitt 13 (Fig. 7) entspricht der Linie e—f. Dieser Schnitt geht durch den distalen Teil des Sackes, und dieser Sack wird, wenn die Schnitte transversal auf seine Achse gelegt sind, von jener ovalen Höhlung dargestellt C, die zwischen den Boden der Medullarrinne und die Epidermis EC eingeschoben erscheint. Die Höhlung ist ganz deutlich von einem einschichtigen hohen Cylinderepithel ausgekleidet. Zwei Schnitte früher existiert diese



Textfigur 9.

Höhlung noch nicht und an ihrer Stelle findet man eine kleinere Zellanhäufung aber von gleicher Form, die den Grund dieses Sackes darstellt, den der Schnitt tangential getroffen hat. Der Schnitt 17 (Figur 8 des Textes) entspricht der Linie c—d, d. h. dem proximalen Teile des Sackes. Der Schnitt trifft, caudal von dem Sacke, die bereits gebildete ventrale Darmwand tangential. Diese ventrale Darmwand ist in der Textfigur 8 durch die Zellmasse H dargestellt. Der 18. Schnitt Textfigur 9 endlich ist entsprechend der Linie a—b unmittelbar dorsal von der ventralen Darmwand geführt und die weite Höhle C, die wir

an ihr sehen, zeigt uns den Frontalschnitt durch den vordersten Theil der Darmhöhle im Bereiche der Mündung des schon mehrfach erwähnten Sackes.

Wollen wir nun das an den bisher beschriebenen Embryonen Gefundene zusammenfassen, so kommen wir zu dem Schlusse, dass der primitive Darmscheitel, der dem vorderen Entodermwinkel entspricht und somit auch der ersten Abgrenzung der Darmhöhle nach vorne hin, sich allmählich verengt und verlängert, indem er die Form eines sackförmigen Divertikels annimmt. Dieser Sack oder dieses Divertikel, mag man es nun so oder so nennen, ist durch die Vertiefung des Sulcus limitans anterior und durch ein Aneinanderrücken der lateralen Wände der äussersten vorderen Teile des Primitivdarmes, die sich auf diese Weise abgegrenzt haben, zur Entwickelung gekommen. Dieser Sack verläuft dazu noch in schiefer Richtung nach vorne und ventralwärts; daher bildet seine Achse einen sehr gut wahrnehmbaren Winkel mit der Achse der nachfolgenden Portion des Vorderdarmes. Diese Krümmung aber ist wieder durch die Kopfkrümmung des Embryo bedingt und kommt im Winkel dieser Krümmung zum Ausdrucke.

V. Stadium.

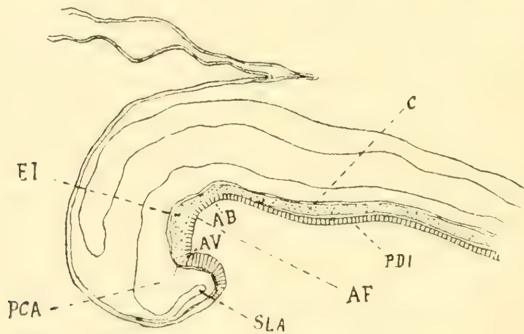
Der Embryo, der diesem Stadium entspricht, weist fünf Paare von Ursegmenten auf, die gut isoliert und differenziert sind; ja es beginnt sogar schon ein sechstes sich zu bilden. Bei ihm hat, wie aus Fig. 10 des Textes hervorgeht, die Kopfkrümmung weitere Fortschritte gemacht und der Schluss des Medullarrohres ist weiter vorgeschritten.

Infolge der vermehrten Krümmung ist der Winkel AC fast ein rechter geworden, obwohl er allerdings sehr abgerundet erscheint.

Da es nicht gelungen war den Embryo genau entsprechend der Sagittalebene zu schneiden, wurde die Textfig. 10 aus den

der Mittelebene zunächst gelegenen drei Schnitten rekonstruiert. Die Fig. 7 der Tafel giebt die vordere Portion jenes Schnittes wieder, der unter den zur Rekonstruktion verwendeten am centralsten gelegen war.

Die erste Thatsache, die bei der Betrachtung dieser Schnitte in die Augen springt, ist das vollständige Verschwinden jenes langen sackförmigen Divertikels, das in früheren Stadien so deutlich war. An seiner Stelle finden wir jetzt bloss die kleine winkelige Einbuchtung AV. Mit der weiteren Ausbildung der Kopfkrümmung hat sich auch die Tiefe des Sulcus limitans



Textfigur 10.

anterior vermehrt, der jetzt dem Boden des Medullarrohres fast parallel gestellt ist.

Beim ersten Anblicke scheint der Winkel AV des gegenwärtigen Stadiums der Einmündung des Sackes des vorhergehenden Stadiums zu entsprechen, es ist deshalb notwendig, zu erklären, auf welche Weise dieser Sack in so kurzer Zeit verschwand.

Ich glaube, dass die Ursache hierfür wohl in der Bildung der vorderen Hirnfalte zu suchen ist, die gerade in diesem Stadium sich schön erhebt, um mit den seitlichen den Verschluss des Neuroporus anterior herbeizuführen.

Schon in den jüngsten Embryonen (Fig. 1, 2, 3 des Textes)

haben wir gesehen wie sich beide Keimblätter nach vorne umgebogen und dadurch die vordere Grenze des Embryo bestimmt haben, und während sich der vordere Entodermwinkel AE und der Primitivdarmscheitel bildet und allmählich die Anlage der vorderen ventralen Darmwand zu stande kommt, bildet auch das Ektoderm jenen vorderen Ectodermwinkel AC, der wie ein Sporn die Grenze zwischen neuralem Ektoderm und Epidermis bildet.

Je mehr der Sulcus limitans anterior an Tiefe zunimmt, desto mehr spitzt sich der Winkel und desto mehr schärft sich der Sporn zu, was zu einer Reduktion der äussersten Darmportion, die in ihm enthalten ist und zur Bildung des oben beschriebenen Sackes (Fig. 4, 5 des Textes) führt.

Die beiden Entodermschichten aber nähern sich immer mehr infolge der weiterschreitenden Entwickelung des Sulcus limitans anterior, weshalb auch der zwischen ihnen befindliche Hohlraum (die Tasche) enger wird und zur Obliteration kommt. Dies geht klar aus einem Vergleiche der Figuren 2, 5, 7 der Tafel hervor.

Aber auch andere interessante Thatsachen nehmen wir an diesem Embryo wahr.

Dort wo die Kopfkrümmung beginnt, macht sie sich auch am Primitivdarm in dem Winkel AF bemerkbar, den wir auch schon in den Textfiguren 3, 4, 5 erkennen konnten. Dieser Winkel ist bei dem Embryo mit drei Paaren von Ursegmenten (Fig. 5 des Textes) stumpf und weit offen. Er erhält sich stumpf und wird abgerundet, aber doch etwas spitzer bei den zwei Embryonen mit vier Paaren von Ursegmenten (Fig. 4 und 5 des Textes).

Betrachten wir aber die Fig. 7 der Tafel, so sehen wir wie im Punkte AF^1 die Darmwand sich einbuchtet und dieser Punkt AF^1 entspricht dem vorderen Ende der Längsachse der Darmhöhle. In diesem Stadium hat also der Darmscheitel die

Form eines Gewölbes angenommen, dessen vorderste Spitze dem Punkte AF entspricht. Das Gewölbe selbst besitzt zwei Winkel. Einen ventralen A, der den letzten Rest des früheren Sackes darstellt, und einen dorsalen AD, der stumpf und abgerundet ist; dieser setzt sich kaum merklich in die dorsale Darmwand fort.



Nun wollen wir die die Chorda dorsalis und das undifferenzierte Entoderm betreffenden Verhältnisse untersuchen.

Wie erwähnt, wurde dieser Embryo nicht genau nach der Sagittalebene in Schnitte zerlegt. Die Schnittebene ist von vorne nach hinten schief, so dass der in bezug auf seinen Vorderteil der Mittellinie nächstgelegene Schnitt sich mit seinem hinteren Anteile von dieser entfernt. Deshalb würde gar bald, wenn man den Schnitt, der auf Fig. 7 der Tafel abgebildet ist, weiter nach rückwärts verfolgen würde, zwischen Entoderm und dem Boden des Medullarrohres statt der Chorda das Mesoderm erscheinen. Untersucht und vergleicht man unter diesen Schnitten die centralsten, so kann man dennoch sehen wie die Trennung der Chorda auch hier beiläufig bis zur Höhe des Winkels AD reicht. Auch vor diesem Punkte ist die Darmhöhle von Cylinderepithel begrenzt, obwohl dasselbe keine von der Zellmasse MC gut abgegrenzte Schichte bildet; diese Zellmasse füllt den ganzen Raum zwischen diesem Cylinderepithel und dem Boden des Medullarrohres aus. Obgleich die Differenzierung des Entoderms in Chorda und dorsale Darmwand nach vorne zu keine Fortschritte gemacht hat, so hat dennoch das undifferenzierte Entoderm im Vergleich zu dem des früheren Stadiums eine Verkürzung erlitten. Das steht natürlich im Zusammenhange mit dem Schwunde des Sackes. An jenen Schnitten, an denen die Chorda getroffen ist, können wir diese Thatsachen leicht feststellen, wenn wir aber die lateralen Grenzen der Chorda überschreiten, so sehen wir, dass die obengenannte Zellanhäufung

sich noch auf vielen Schnitten mitten in die sie umgebenden Gewebeschichten hinein gut abgegrenzt verfolgen lässt. Sie ist hier von der Darmwand gut getrennt, die vollständig unabhängig erscheint.

Dies lässt auch die Fig. 8 der Tafel erkennen, die den fünften Schnitt, der seitlich von dem mittleren der Fig. 7 gelegen ist, wiedergiebt.

Aus dem Vergleiche dieses Embryo mit dem vorigen geht hervor, dass der primitive Darmscheitel verschwunden und dass an seine Stelle ein sekundärer Scheitel getreten ist.

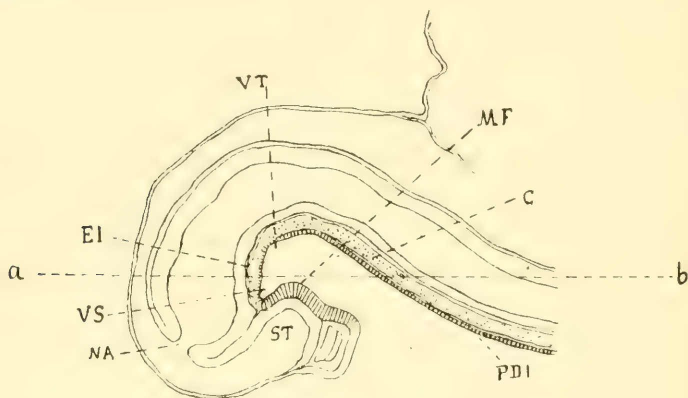
VI. Stadium.

Ich will hier beschreiben, was ich an einem Embryo mit sieben Paaren von Ursegmenten beobachtete, dessen Kopfkrümmung im Vergleiche mit dem vorhergehenden Stadium stärker ausgeprägt war. Die 11. Figur des Textes stellt den aus drei benachbarten Schnitten rekonstruierten Medianschnitt dar. Die Fig. 8 der Tafel gibt die vordere Portion des der Mittelebene am nächsten gelegenen Schnittes wieder. Aus diesen Figuren ersieht man wie das Stomodaeum ST und die Rachenhaut MF sich zu bilden im Begriffe sind und wie infolgedessen der Vorderdarm eine beträchtliche Länge erreicht hat.

Die Höhle des Kopfdarmes hat ihr Aussehen verändert und man erkennt auf den ersten Blick, dass der ventrale Winkel des Darmscheitels VS neuerdings vorspringend geworden ist; daher finden wir hier auch wieder eine Art von Infundibulum oder Sack, der jenem des IV. Stadiums ähnlich ist. Ja, hätten wir nicht das V. Stadium einer genauen Untersuchung unterzogen, so würden wir glauben, dass die beiden Säcke die nämlichen Gebilde wären, oder um uns besser auszudrücken, dass der eine aus dem anderen entstanden oder ein Rest von ihm wäre.

Aus der Betrachtung der Fig. 11 des Textes geht klar hervor, dass die Ursache dieser neuen Einschnürung und be-

ginnenden Isolierung einer Darmportion in einer ähnlichen Thatsache zu suchen sei, die in jüngeren Stadien ein ähnliches Phänomen verursacht hat, welches den Schwund des Primitivscheitels des Darmes einleitete. Der Sulcus limitans anterior hat in der That an seinem Boden an Breite zugenommen, um der Bildung des Stomadaeum Platz einzuräumen, gleichzeitig aber ist er immer weiter gegen die Darmhöhle vorgedrungen, so dass die Pharynxmembran gegen die Höhle selbst eingebuchtet erscheint.



Textfigur 11.

Und diese Einstülpung ist es, die zur Bildung der neuen Bucht VS Veranlassung gibt.

Um den Zweifel, dass es sich in dieser Einstülpung um einen zufälligen Befund handle, zu heben, sei erwähnt, dass sie bei sämtlichen Embryonen dieses Stadiums vorkommt. Auch werden wir sie bei den folgenden Stadien wiederfinden.

Wir wollen aber den Vergleich dieses Embryo mit dem des vorhergehenden Stadiums weiterführen.

Infolge des Schwundes des Sackes jüngerer Stadien hat sich bei dem Embryo der Fig. 7 der Tafel die ventrale Darmwand fast bis auf die kurze Strecke zwischen A und B reduziert.

Bei dem Embryo der Fig. 8 der Tafel hat sich diese Wand neuerdings verlängert und entspricht jetzt grösstenteils der Rachenhaut.

Im vorhergehenden Stadium schlägt sich der Winkel der Kopfkrümmung im weiten Bogen auf den Darm. An diesem Bogen aber können wir einen starken vorspringenden Teil wahrnehmen, der in der Fig. 7 der Taf. mit AF′ bezeichnet wird. In dem vorliegenden Stadium bleibt der weite Bogen bestehen, die Einbuchtung AF¹ jedoch tritt deutlicher hervor und ihr entspricht auch hier das vordere Ende der Längsachse des Darmes.

Dieses Verhältnis tritt hier allerdings noch wenig deutlich hervor; ich habe aber doch darauf hinweisen wollen, da es später weit deutlicher wird und von grösserer Bedeutung für die Ausbildung des Darmscheitels ist.

Die Abtrennung der Chorda hat keine weiteren Fortschritte gemacht. Sie reicht auch hier bis in die Region der Einbuchtung AF¹; daher entspricht das undifferenzierte Entodermstück der Strecke, die zwischen AF¹ und VS liegt. Dieses undifferenzierte Entodermstück hat, im Vergleiche zu dem des vorhergehenden Stadiums, an Dicke abgenommen.

Betrachten wir jedoch Lateralschnitte, so sehen wir die in Betracht kommende Zellmasse wie in den vorhergehenden Stadien sich in die Seitenteile des Kopfes erstrecken, indem sie eine gut abgegrenzte Zellanhäufung von beträchtlichem Volumen bildet, die vollständig der Zellanhäufung der vorhergehenden Stadien gleichkommt. Und wenn man Lateralschnitte weiter untersucht, so kann man feststellen, dass das Divertikel DV im Vergleiche mit den folgenden Darmpartien in querer Richtung nicht wesentlich verkleinert erscheint.

Der transversale Durchmesser des ganzen vorderen Abschnittes der Darmhöhle erscheint dagegen verkleinert. Dies geht aus der Fig. 9 der Tafel hervor, die nach einem Schnitt

durch einen Embryo gleichen Alters gezeichnet wurde, der in eine Frontalschnittserie zerlegt worden war und wobei die Schnitte allerdings etwas schief ausgefallen sind.

Die Fig. 9 stellt einen Schnitt dar, der der Linie a—b der Figur 11 entspricht. Die Vorderdarmhöhle CI verengt sich scharf gegen VI und endigt nach vorne blindsackförmig.

Die Wand des Darmscheitels erreicht aber nicht den Boden des Medullarrohres M, von dem sie durch die Zellmasse MC getrennt wird, welcher Zellmasse wir jetzt unsere Aufmerksamkeit zuwenden wollen.

Dieselbe zeigt sich an unserem Schnitte in transversaler Richtung ziemlich ausgedehnt, in der Mitte ist sie schmäler, seitlich dagegen wird sie dicker.

Diese ihre seitlichen Ausladungen greifen ziemlich weit über die seitlichen Grenzen des verengten Vorderdarmes hinaus.

Wenn wir die Lage und die Beziehungen der Zellmasse betrachten, erkennen wir in ihrer mittleren Portion das undifferenzierte Entodermstück; d. h. dieselbe Bildung, die wir auf Sagittalschnitten studiert haben. Wenn wir den beschriebenen Frontalschnitt mit jenem eines jüngeren Embryo, der in Fig. 4 der Tafel abgebildet ist, vergleichen, so sehen wir, dass die Zellmasse MC sich jetzt über eine kürzere Strecke der Darmwand erstreckt und in der Mitte verschmälert.

VII. Stadium.

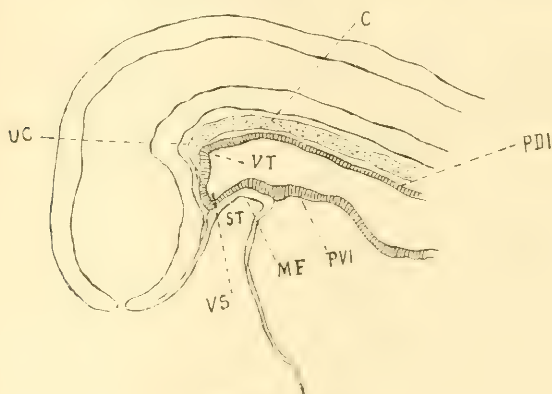
Der hier zu beschreibende Embryo ist nun weniger weiter entwickelt als der vorhergehende. Er besitzt 10 Paare von Ursegmenten; der Neuroporus anterior ist enger geworden und die Kopfkrümmung hat an Stärke zugenommen.

Aus der Figur 12 des Textes, die einen Mediandurchschnitt zeigt, geht deutlich hervor, dass die Bucht VS noch auf der gleichen Stufe steht wie früher. Dagegen ist die Einbuchtung AF^1 beträchtlich tiefer geworden, und tritt deutlicher hervor.

Wir finden daher hier an Stelle der sanften Krümmung, welche die dorsale Darmwand in den vorhergehenden Stadien im Anschlusse an die Kopfkrümmung zeigte, eine wohlausgeprägte winkelige Krümmung VT.

Was uns aber an diesem Embryo am meisten interessiert, ist die Art und Weise, in der sich das vordere Ende der Chorda dorsalis verhält.

Im vorhergehenden Stadium reichte die Trennung beiläufig bis in die Höhe der Einbuchtung VT und von diesem Punkte



Textfigur 12.

an setzte sich nach vorne das undifferenzierte Entoderm fort. Hier hat die Trennung der Chorda bereits VT überschritten; daher hat in dieser Region die Chorda die Form eines Hackens angenommen, in dessen Konkavität sich die Einbuchtung VT hineinlegt. Weiter nach Vorne von diesem Punkte verliert sich die Chorda in der Darmwand, anstatt dass sich aber hier, wie in jüngeren Stadien eine Zellanhäufung vorfindet, finden wir an ihrer Stelle bloss die etwas verdickte Darmwand.

Wir können daher sagen, dass in dem vorliegenden Stadium die undifferenzierte Entodermmasse des vorhergehenden Stadiums verschwunden ist, und dass aus ihrem Materiale jene Strecke

der Darmwand und das entsprechende Stück der Chorda aufgebaut wurde, das vor VT liegt. Die Chorda aber geht mit ihrem Ende in die Darmwand über.

Interessanteren Verhältnissen als auf dem Medianschnitte begegnen wir an Lateralschnitten.

Wenn man bei der Untersuchung solcher Schnitte die seitlichen Grenzen der Chorda überschritten hat, so bemerkt man, dass diejenige Portion der Chorda, die dem ventralen Schenkel des Hackens VC entspricht, sowie jener Teil der Darmwand, der vor der Vereinigung mit der Chorda liegt, nicht wie die übrige Darmwand aus den Schnitten verschwindet, sondern sich in Form einer ausgedehnten Zellanhäufung auch bis in das Gebiet jener Schnitte hinein fortsetzt, die die Wand des Darmscheitels nicht mehr treffen. Bei dieser Gelegenheit mache ich aufmerksam, dass die äusserste, vordere Darmportion auch hier wie im vorhergehenden Stadium einen bedeutend kürzeren Transversaldurchmesser als die folgende Portion besitzt.

Auf Figur 11 der Tafel ist ein Schnitt abgebildet, der um 6 Schnitte weiter seitlich als der Medianschnitt der Textfigur 12 liegt.

Die Zellanhäufung MS, die an ihm sichtbar ist, ist nichts anderes als die seitliche Wand des Darmscheitels, die tangential getroffen ist. Nach vorne, zwischen ihr und der Wand des Medullarrohres M sieht man die Zellanhäufung MC, die die direkte Fortsetzung jenes Chordastückes, das in Figur 12 des Textes nach vorne von ihrer Biegung und jenes Darmwandstückes ist, das sich vor der Vereinigungsstelle mit der Chorda befindet.

Diese Zellanhäufung ist keulenförmig und erhebt sich mit ihren verdickten Enden dorsalwärts. Ihr ventrales Ende ist zugespitzt und setzt sich zwischen Hirnwand und Darmscheitelwand fort bis sie das Ectoderm erreicht mit dem sie verschmilzt. (Fig. 10 der Tafel EC.) Ich halte es für richtig, mich bei diesen Verhältnissen noch etwas länger aufzuhalten.

Auf dem durch die Mittelebene geführten Schnitte erreicht die Chorda das Ectoderm nicht. Sie verschmilzt, wie wir gesehen haben, mit der Wand des Darmscheitels beiläufig in der Mitte der Entfernung zwischen Einbuchtung AF′ und der dorsalen Insertion der Rachenhaut. Wenn man aber die folgenden Lateralschnitte untersucht, so entfernt sich die Scheitelwand von der Hirnwand und in dem so gebildeten Raume erscheint die Zellanhäufung. An dem durch die Mittelebene geführten Schnitte legt sich das Darmentoderm im Zusammenhange mit der dorsalen Insertion der Pharynxmembran an das Ectoderm der Mundbucht an. Indem aber seitlich die Darmwand immer mehr zurückweicht, behält die ihr folgende Zellmasse die gleichen Lageverhältnisse bei. Nun wird ihre Beziehung zum Ectoderm eine immer intimere, bis man schliesslich eine vollständige Verschmelzung zwischen beiden beobachten kann.

Geht man seitlich noch weiter vor, so verschwindet jede Spur des Darmscheitels; die Zellanhäufung bleibt aber bestehen, und wird sogar dicker und in ihrer, am meisten verdickten Portion treten eine oder zwei Höhlen auf, die von Epithel ausgekleidet sind. Sie sind die erste Andeutung der prämandibulären Kopfhöhlen.



Wollen wir nun wiederholen was wir an den 2 letzten Embryonen beobachten konnten, so dürfen wir sagen, dass infolge des Auftretens der vorderen Hirnfalte der primitive Darmscheitel geschwunden ist; dass sich eine andere Portion der Darmhöhle im Anschlusse an die Basis der genannten Falte zu isolieren beginnt, was zur Folge hat, dass sich die auf Textfigur 10, 11, 12 und 7, 9 der Tafel abgebildete Bucht VS entwickelt, welche wir nunmehr als sekundären Darmscheitel betrachten müssen.

Gleichzeitig buchtet sich die dorsale Wand der äussersten, vorderen Darmportion, indem sie der fortschreitenden Kopf-

krümmung folgt, in den Winkel der letzteren hinein vor und bietet so Gelegenheit zur Bildung eines zweiten Divertikels der Darmhöhle. (Fig. 11 und 12 des Textes und 7, 10 der Tafel; VT.)

Das undifferenzierte Entodermstück aber wird infolge der weiter fortschreitenden Chordatrennung kürzer. Es reduziert sich auf die dorsale Wand des sekundären Darmscheitels. Die an das undifferenzierte Entodermstück sich anschliessende Zellanhäufung aber ist in den seitlichen Teilen des Kopfes viel ausgebreiteter, weil sie auch dem ventralen Schenkel des Chordahakens entspricht. Wir können infolgedessen sagen, dass das undifferenzierte Entodermstück der vorhergehenden Stadien sich zwar in seinen hinteren Teilen in Chorda und dorsale Darmwand geteilt hat; dass aber diese beiden Bildungen, obwohl sie in der Mittellinie voneinander getrennt sind, doch mit den seitlichen Zellanhäufungen in Verbindung bleiben.

Endlich verschmelzen diese lateralen Anhäufungen ventralwärts mit dem Ectoderm.

VIII. Stadium.

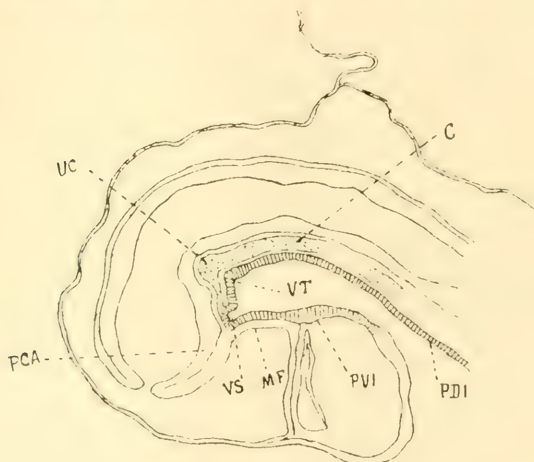
Der Embryo, den ich hier beschreiben will, besitzt 12 Paare von Ursegmenten, und erscheint im allgemeinen um Weniges weiter entwickelt als der vorhergehende.

Auf Fig. 13 des Textes und auf Fig. 12 der Tafel sieht man die Abbildung des Median-schnittes; man erkennt wie sich das Darmdivertikel VS, das wir im vorhergehenden Stadium sekundären Darmscheitel genannt haben, verengert und isoliert hat. Es bietet gegenwärtig das Bild eines kurzen sackförmigen Divertikels, unterscheidet sich jedoch noch durch andere Eigentümlichkeiten von jenem, obwohl kein Zweifel über ihre vollkommene Übereinstimmung bestehen kann. Und in Wirklichkeit erscheint auf Fig. 12 des Textes das Divertikel VS klar durch die Schiefstellung der Rachenhaut gebildet, und besitzt daher die Form einer winkeligen Einbuchtung. Seine vermehrte Ein-

engung erscheint durch die Einstülpung der vorderen Wand des Darmscheitels bedingt, was klar aus der Fig. 12 der Tafel hervorgeht (IN).

Die Ursache für diese Einstülpung aber können wir nicht mit Bestimmtheit angeben; vielleicht kann sie in der Entwickelung der Infundibularregion gesucht werden. Übrigens konnte auch in dem vorhergehenden Stadium (Fig. 12 des Textes) bereits eine Spur von ihr beobachtet werden.

Gleichzeitig hat sich die Einbuchtung VT stärker entwickelt,



Textfigur 13.

indem sie sich spitzer und prominenter gestaltet hat, indem sie sich fortdauernd der Kopfkrümmung anpasst.

Charakteristisch ist die Lage der Chorda. Dieselbe erscheint vollständig von der Darmwand getrennt mit Ausnahme ihres Endes, welches mit der vorderen Wand des Divertikels verschmolzen ist. Von allenthalben gleicher Dicke biegt sie sich längs der dorsalen Darmwand, nachdem sie die Höhe der Einbuchtung VT erreicht hat, plötzlich um, und bildet auf diese Weise ein Knie VC, welches ziemlich dick ist, und welches sich auch dem Kopfkrümmungswinkel anpasst. Sie füllt den Raum

welcher hier zwischen Hirn- und Darmwand frei ist vollständig aus. Hierauf verdünnt sie sich längs der ventralen Seite der Einbuchtung VT stark, und endigt in Form einer Spitze wie wir schon früher erwähnt haben in der vorderen Wand des Divertikels VS.

Auf Lateralschnitten verschwindet das Divertikel VS bald und an seine Stelle tritt das zugespitzte ventrale Ende einer Zellanhäufung, die die Form beibehält, die die vordere Portion der Chorda darbietet. Sie tritt auch hier in Beziehung zum Ectoderm und zeigt sich uns als die gleiche Bildung, die wir schon im vorhergehenden Stadium einer näheren Untersuchung unterzogen haben. (Fig. 13 der Tafel).

IX. Stadium.

Der Embryo besitzt 14 Paare von Somiten und seine Kopfkrümmung ist weiter vorgeschritten. Der Neuroporus anterior ist aber noch immer offen. Dies geht aus der Betrachtung der Fig. 14 des Textes hervor. Die erste Thatsache, die bei der Betrachtung dieser Figur in die Augen springt, ist der fast vollständige Schwund des Divertikels VS. Es ist nun bloss noch durch die seitliche winkelige Einbuchtung AV vertreten; die Einstülpung der Darmscheitelwand ist aber, wenn auch weniger klar, immerhin noch deutlich genug sichtbar.

Gleichzeitig hat sich die Einbuchtung VT viel tiefer gestaltet, indem sie in den Winkel der Kopfkrümmung hineinragt und indem sich ihre Wände parallel zu jenen des Medularrohres stellen.

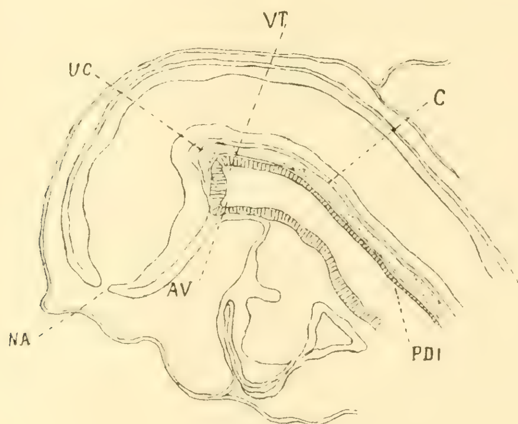
Die Chorda, nach Art eines Hakens gekrümmt, umgreift diese Einbuchtung und ihr Ende ist mit ihrer ventralen Wand verschmolzen.

Seitlich von diesem Chordahaken befindet sich die uns wohlbekannte Zellanhäufung, welche die seitliche Fortsetzung der ventralen Portion des Chordahakens und jenes Darmwandstück bildet, mit dem sie verschmolzen ist.

Diese Anhäufung vereinigt sich ventralwärts mit dem Ectoderm, während sie dorsalwärts eine gut ausgebildete Höhle CP umschliesst, die von einschichtigem kubischem Epithel ausgekleidet ist.

Wir werden sie von nun an „prämandibuläre Anlage" nennen.

In diesem Stadium sehen wir daher, dass jene Erscheinungen, die wir bereits im vorhergehenden beobachtet hatten, deutlicher werden. Und zwar einerseits die Involution des sekundären



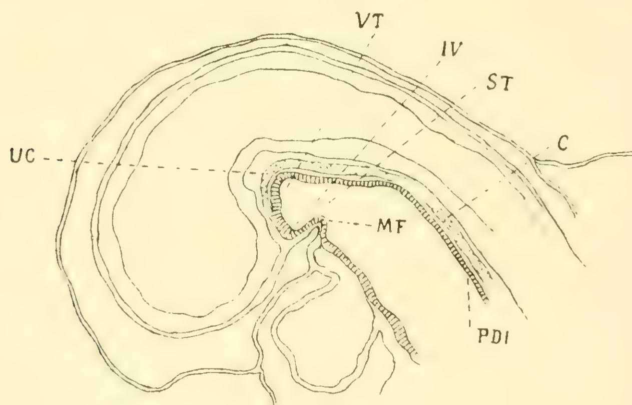
Textfigur 14.

Darmscheitels, und andererseits die fortschreitende Entwickelung der Einbuchtung VT, die immer stärker den Charakter eines Darmscheitels anzunehmen trachtet.

X. Stadium.

Diesem Stadium entspricht ein Embryo, der 17 Paare von Somiten zeigt, dessen „Neuroporus anterior" bereits geschlossen ist und dessen Kopfkrümmung weitere Fortschritte gemacht hat. Der Medianschnitt durch ihn ist in Figur 15 des Textes dargestellt.

Betrachtet man in dieser Figur die Höhle des Vorderdarms in der Richtung von hinten nach vorne, so sieht man, dass sie bis fast zur Höhe der hinteren Insertion der Rachenhaut beiläufig eine gleiche Weite besitzt; von diesem Punkte angefangen aber beginnen die ventrale und die dorsale Darmwand zu konvergieren; weshalb gar bald eine Verengerung entsteht, jenseits deren der Durchmesser wieder zunimmt. Diese Verengerung ist wie dies aus Figur 15 hervorgeht, durch eine starke Einstülpung der Rachenhaut MF angedeutet. Vor ihr nimmt, wie bereits erwähnt, der Darmdurchmesser zu, und seine Höhle endigt nach vorne in der charakteristischen Form eines Hammers. In der



Textfigur 15.

That können wir 2 deutliche Einbuchtungen unterscheiden, eine ventrale IV und eine vordere VT.

Die ventrale Einbuchtung entspricht der dorsalen Insertion der Rachenhaut. Sie besitzt eine winkelige Form und erscheint durch die bereits besprochene Einstülpung der Rachenhaut bedingt.

Die vordere Einbuchtung ist tiefer und dringt ziemlich stark in den Winkel der Kopfkrümmung hinein. Die Chorda dorsalis C biegt sich im Anschlusse an sie, sie umfassend, und endigt in ihrer ventralen Wand, mit welcher sie verschmilzt.

Embryonen dieses Stadiums finden sich mit Rücksicht auf die Anlagen der prämandibularen Höhlen in meiner anderen mehrfach citierten Arbeit „über den Ursprung und die Bedeutung der seitlichen Ausbuchtungen der Hypophyse und über den der prämandibularen Kopfhöhlen“ beschrieben und abgebildet (7).

Ich beschränke mich daher bloss darauf zu erwähnen, dass, wenn man von Medianschnitten ausgehend, die Serie durchmustert, aus den seitlichen Schnitten gar bald, die Chorda und mit ihr auch jene ganze Darmportion verschwindet, die vor der oben erwähnten Verengerung gelegen ist. An jener Stelle aber, an welcher das Ende der Chorda mit der Darmwand verschmolzen war, bleibt eine kleine Zellanhäufung zurück, die sich nach der Seite hin langsam und allmählich verdickt bis sie in den seitlichsten Schnitten die Form eines Beistriches annimmt, dessen zugespitztes Ende gegen das Ectoderm des Stomodaeum gerichtet ist und mit ihm verschmilzt, während sein kolbig aufgetriebenes Ende die prämandibulare Kopfhöhle umschliesst.

Am vorhergehenden Embryo schloss sich die prämandibulare Anlage der ganzen Strecke der Chorda und der Darmwand an, die zwischen dem Knie der Chorda VC und dem Winkel AV liegt. Der Abschnitt der Chorda, die in dem vorhergehenden Stadium eine solche Beziehung erkennen lässt, entspricht dagegen bloss dem Verschmelzungspunkte mit dem der Darmwand entsprechenden Stück. Die unwesentliche Reduktion lässt sich jedoch sehr leicht erklären. Und in der That hat sich die tiefe Einbuchtung VT des Stadiums, mit welchem wir uns jetzt beschäftigen, aus der des vorhergehenden Stadiums entwickelt, entspricht ihr aber nicht vollständig.

Wir können annehmen, dass infolge ihrer fortwährenden Vertiefung, ihr distaler Teil eine neue Bildung darstelle; im Zusammenhange damit hat sich auch der Winkel der Chorda verlängert und entspricht nicht mehr dem des vorhergehenden Stadiums.

Die Fig. 14 der Tafel stellt einen jener Lateralschnitte dar, die durch den dicksten Teil der prämandibularen Anlage hindurchgehen. Und man kann an ihr sehen, wie die Anlage AP selbst noch das Ectoderm EC mit ihrem ventralen Ende erreicht.

Ein Vergleich zwischen diesem Embryo und dem des vorhergehenden Stadiums liefert wichtige Resultate und ich halte es deshalb für gut, ihn gleich anzustellen.

Es geht sogleich klar hervor, dass das Divertikel VS, das wir bei einem Embryo mit sieben Somitenpaaren beobachteten, hier vollständig verschwunden ist, und es liegt nahe anzunehmen, dass dieser Schwund durch Annäherung seiner Wände und durch konsekutive Obliteration seines Lumens zustande gekommen ist.

Die Einbuchtung IV des gegenwärtigen Stadiums muss daher als eine Neubildung durch die erneute Einstülpung der Rachenhaut bedingt, aufgefasst werden.

Dagegen befindet sich die vordere Einbuchtung VT in voller Ausbildung. Je spitzer und tiefer sich der Winkel der Kopfkrümmung gestaltet, desto tiefer wird die genannte Einbuchtung. Daher können wir behaupten, dass in diesem Stadium auch der sekundäre Darmscheitel verschwunden ist, und dass jetzt das, was als Darmscheitel erscheint, d. h. jener nach vorne zu am meisten vorspringende Darmteil, eine Neubildung, das heisst eine Einbuchtung der dorsalen Darmwand ist, die sich im Zusammenhange mit dem Kopfkrümmungswinkel und durch sie bedingt entwickelt hat. Auf diese Weise entsteht also ein tertiärer Darmscheitel.

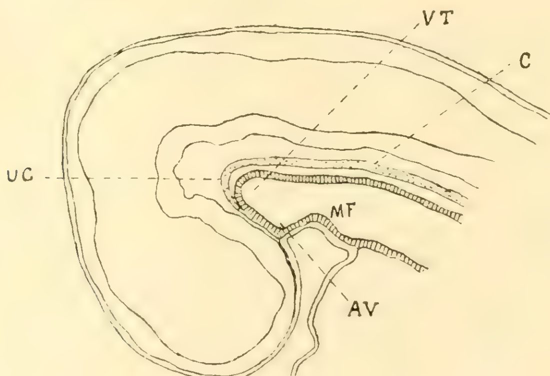
Es ist klar, dass dieser neugebildete Scheitel nichts mit den ihm vorhergehenden gemeinsam hat. Diese waren nichts anderes als zwei aufeinanderfolgende Portionen der gleichen Bildung, und zwar der äussersten, vorderen Portion des Primitivdarmes. Der neue Scheitel dagegen ist ganz bestimmt eine Neubildung.

XI. Stadium.

Diesem Stadium entspricht ein Embryo mit 19 Somitenpaaren, dessen Medianschnitt in Textfigur 16 abgebildet erscheint.

Aus dieser Figur ersieht man, wie in diesem Stadium die Kopfkrümmung einen beträchtlichen Grad erreicht hat, so dass bereits die Anlage des mittleren Schädelbalkens gebildet ist. Die Rachenhaut aber ist noch vollständig und zweischichtig.

Auch bei diesem Embryo hat sich der dorso-ventrale Durchmesser des Kopfdarmes in der Höhe der Mundbucht zusehends verringert. Dabei bietet der Darmscheitel bemerkenswerte Veränderungen dar.



Textfigur 16.

Erstens ist seine ventrale Ausbuchtung verschwunden, oder, besser gesagt, ist sie durch den kleinen Winkel A V vertreten, und dies hängt höchstwahrscheinlich damit zusammen, dass die Rachenhaut weniger stark vorgebuchtet ist.

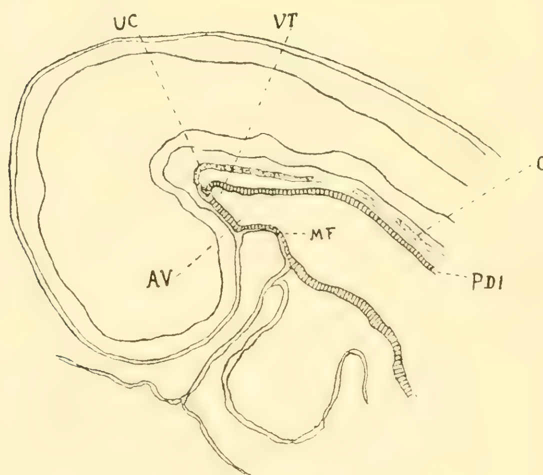
Dagegen hat sich die vordere Einbuchtung, das heisst der echte Darmscheitel dieses Stadiums, besonders stark entwickelt und dringt nach Art einer wirklichen, sackförmigen Verlängerung gegen den mittleren Schädelbalken vor.

Die Chorda folgt wie bisher, genau der Darmwand. Sie krümmt sich um den Apex der genannten Verlängerung herum, um wie in jüngeren Stadien mit der ventralen Darmwand zu verschmelzen.

Untersucht man die ganze Serie, so sieht man, dass das sackförmige Divertikel sich bloss durch fünf Schnitte verfolgen lässt, woraus man schliessen kann, dass es einen sehr geringen Querdurchmesser besitzt. Und auch bei diesem Embryo folgt auf Lateralschnitten dem vorderen Ende der Chorda, und jener Darmwandstrecke, mit der sie noch verschmolzen ist, die prämandibulare Anlage, die ventralwärts wieder mit dem Ectoderm verbunden ist.

XII. Stadium.

Dieses Stadium betrifft einen Embryo mit 20 Somitenpaaren;



Textfigur 17.

die Rachenhaut ist zwar noch intakt, doch zeigen sich an ihr schon klare Zeichen der Rückbildung.

Obwohl der Embryo nur wenig von dem vorhergehenden abweicht, wollte ich ihn doch beschreiben, weil er uns das

Stadium, in dem die Ausbildung des tertiären Darmscheitels zum Abschlusse kommt und seine Involution beginnt, vor Augen führt.

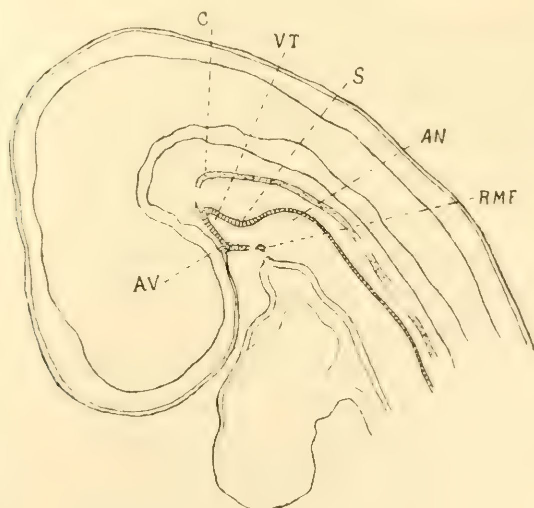
Die Textfigur 17 und die Tafelfigur 15, welche Abbildungen des Medianschnittes zeigen, lehren uns, dass der dorso-ventrale Durchmesser des sackförmigen Divertikels VT beträchtlich verkürzt ist, und dass die Chorda auf eine grössere Entfernung hin, als in den vorhergehenden Stadien von der Darmwand getrennt ist.

Das erstere geht aus der Annäherung hervor, welche die dorsale Wand der ventralen gegenüber zeigt.

Im Bereiche der Kopfkrümmung erscheinen Darmwand, Chorda und Hirnwand einander parallel.

XIII. Stadium.

Ein Embryo dieses Stadiums besitzt 22 Somitenpaare. Seine



Textfigur 18.

Rachenhaut zeigt bereits die erste Spur einer Perforation. Der Medianschnitt wurde in Figur 18 des Textes abgebildet.

Die wichtigste Thatsache, die wir an diesem Embryo wahrnehmen können ist die, dass die dorsale Wand des Darmscheitels jeden Parallelismus mit dem Medullarrohre aufgegeben haben.

Das sackförmige Divertikel VT ist noch immer gut entwickelt, ja wir können sagen, dass es an Tiefe nichts eingebüsst hat, dagegen erscheint es in dorso-ventraler Richtung verengert. Seine dorsale Wand geht nicht mehr direkt in die der nachfolgenden Darmportion über, sondern es hat sich die Vorwölbung S entwickelt, die durch eine echte und unabhängige Einbiegung zu stande gekommen ist.

Und das erscheint deshalb um so merkwürdiger, weil die Chorda dieser Einbiegung nicht gefolgt ist, sondern ihre primitive Richtung beibehalten hat, die parallel mit der ventralen Wand des Medullarrohres läuft. Folglich sind hier Darmwand und Chorda durch einen beträchtlichen Zwischenraum voneinander getrennt.

Aber auch eine andere Thatsache lässt sich an diesem Embryo nachweisen, nämlich dass der Winkel AN, der schon in vorhergehenden Stadien erschienen war, hier deutlicher hervortritt, so dass wir ein zwischen AN und S gelegenes Stück Darmwand sehen, welches einen fast rechten Winkel mit der Wand des nachfolgenden Darmteiles bildet.

Welche Ursache bedingt nun diese Vorwölbung der dorsalen Darmscheitelwand und die aus ihr sich ergebende Einengung des Darmscheitellumens?

Untersuchen wir seitliche Schnitte, so bemerken wir, gleich nachdem die Chorda aus ihnen verschwunden ist, dass an die Darmwand ein grosses Gefäss angelagert ist, welches nichts anderes als der Aortenbogen ist. Dieser krümmt sich nach vorne ventralwärts und in seiner Konkavität erscheint jenes Stück Darmwand aufgenommen, welches zwischen S und AN liegt. Ich glaube deshalb, dass die Vorwölbung S durch den Gefässdruck zu stande kam.

Das vordere Ende der Chorda dorsalis umfasst auch hier den Darmscheitel und verschmilzt mit seiner ventralen Wand. Zwischen dieser Wand und der dorsalen Insertion der Rachenhaut ist jetzt auch noch ein kleiner Winkel AV vorhanden, dem die ectodermale Hypophysenanlage anliegt.

XIV. Stadium.

Ein Embryo dieses Stadiums besitzt 28 Paare von Ursegmenten und seine Rachenhaut ist vollständig verschwunden.

Bei der Betrachtung der in Textfigur 19 und Tafelfigur 16 abgebildeten Schnitte sieht man, dass das vordere Divertikel VT bedeutend kleiner geworden ist. Diese Verkleinerung betrifft sowohl den dorso-ventralen Durchmesser wie auch seine Tiefe. Ventralwärts von ihm bemerkt man eine kleine Einbuchtung AI, die die Anlage der Hypophysis darstellt und zwischen den beiden Bildungen befindet sich eine kleine Vorwölbung, die der dorsalen Insertion der Rachenhaut entspricht.

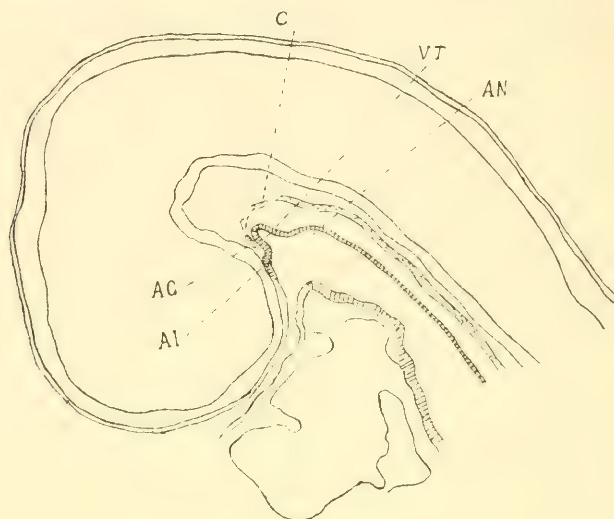
Die Chorda dorsalis umfasst noch immer mit ihrem gekrümmten vorderen Ende den Scheitel des Divertikels, ist jedoch nicht mehr wie früher mit dessen ventraler Wand verschmolzen. Sie setzt sich in einen Zellhaufen fort, der an die Wand des Divertikels innig angelagert, ja zum Teile noch mit ihr verschmolzen ist (Fig. 16 der Tafel AC).

Wir müssen daher annehmen, dass infolge der Reduktion und Atrophie des Darmscheitels die Chorda jene Verbindung, die ihr vorderes Ende bisher mit der Darmwand erkennen liess, aufgegeben hat.

Mit einem Worte die Trennung der zwei Bildungen, welche in einer Reihe von Entwickelungsstadien keine Fortschritte gemacht hatte, nimmt nun ihren weiteren Verlauf.

Die oben erwähnte Zellanhäufung lässt sich auf vielen Schnitten durch die seitliche Region des Kopfes verfolgen und wird schliesslich zur prämandibularen Anlage.

Sie stellt somit einen Verbindungsstrang zwischen der Wand der prämandibularen Höhlen einerseits und der Wand des Darmscheitels und des vorderen Endes der Chorda andererseits dar.



Textfigur 19.

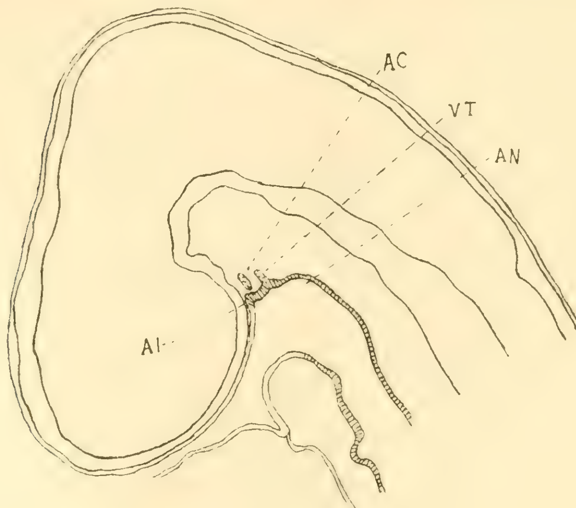
Die prämandibulare Anlage lässt auch in diesem Stadium noch direkte Beziehungen zum Ectoderm erkennen, wie dies aus der Fig. 16 der Tafel ersichtlich ist, und wie ich es auch in meiner anderen mehrfach erwähnten Arbeit breiter auseinandergesetzt habe.

XV. Stadium.

Ein Embryo dieses Stadiums besitzt mehr als 30 Somitenpaare. Ein Medianschnitt durch denselben ist in Textfig. 20 und in Tafelfig. 17 abgebildet.

Wie aus dieser Figur ersichtlich ist, ist das vordere Darmdivertikel verschwunden und an seiner Stelle erscheint bloss die kleine Zellanhäufung VT, die uns die letzte Spur des Divertikels zeigt. So hat sich ein neuer Darmscheitel entwickelt, der auch zugleich der definitive Darmscheitel ist.

Ventral vom Reste des vorderen Divertikels befindet sich die kleine Einbuchtung AI, die die Anlage der Hypophysis vorstellt und zwischen den zwei Bildungen eine andere kleinere Zellanhäufung AC, die nichts anderes ist als die Zellanhäufung des vorhergehenden Stadiums, die sich nun infolge seiner Atrophie vollständig vom vorderen Darmdivertikel befreit hat.



Textfigur 20.

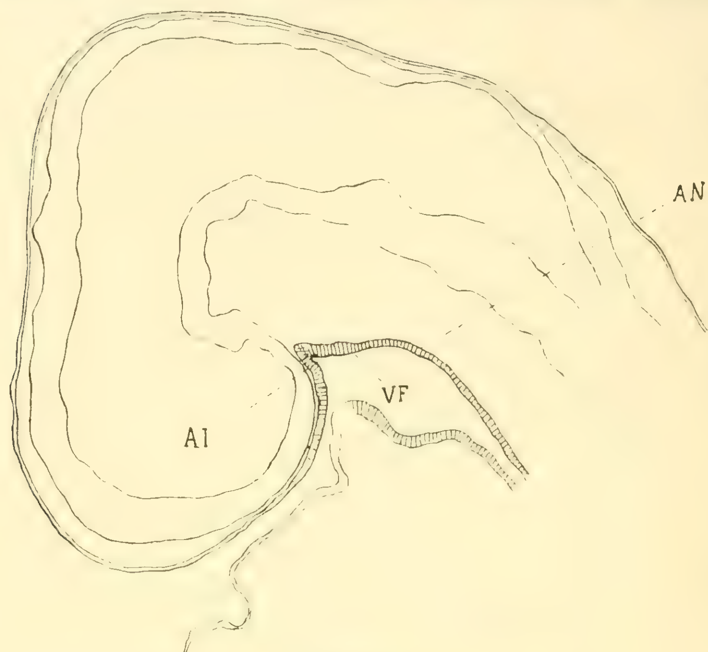
Seitlich setzt sich diese kleine Anhäufung auf vielen Schnitten fort und übergeht schliesslich in die Wand der prämandibularen Kopfhöhle. Diese Kopfhöhle hat in diesem Stadium ihre Beziehungen zum Ectoderm aufgegeben. Der vorderste Abschnitt der Chorda ist ebenfalls verschwunden.

XVI. Stadium.

Der Embryo dieses Stadiums ist um weniges weiter entwickelt (Fig. 21 des Textes).

Der letzte Rest des vorderen Darmdivertikels ist in ihm vollständig verschwunden und ebenso die Zellanhäufung AC, die

die Verbindungsbrücke zwischen den prämandibularen Höhlen bildete. Es bleibt bloss die Anlage der Hypophysis AI, die noch



Textfigur 21.

tiefer geworden ist. Die prämandibularen Höhlen sind vollkommen selbständig geworden.



Zwischen den drei letztbeschriebenen Stadien lassen sich viele andere finden, die ebensoviele Phasen dieser letzten Reduktion des Darmscheitels darstellen oder auch Verhältnisse darbieten, die von individuellen Variationen abhängig sind. Solcher Verhältnisse habe ich eine grössere Zahl beobachtet, da ich sie jedoch sehr variabel und inkonstant fand, hielt ich es für gut sie der Hauptsache nach unerwähnt zu lassen. Nur von einigen besonders interessanten Fällen will ich hier Erwähnung thun.

Bei einem Embryo mit 28 Somitenpaaren war das vordere Divertikel in der Form vorhanden, wie es die Textfig. 18 zeigt. Seine dorsale Wand jedoch zeigte sich gegen die ventrale eingebuchtet, so dass die distale Portion der Höhle zu einer engen dorsal gewölbten Fissur geworden war. Bei Embryonen mit 28, 30 und 32 Somitenpaaren habe ich manchmal ein kleineres oder grösseres Divertikel beobachtet, das in einem Falle durch eine mächtige Zellanhäufung vertreten war, in einem anderen Falle aber durch mehrere gutgetrennte kleinere Zellanhäufungen.

Speziell hatte mich ein Embryo mit 24 Somitenpaaren ausserordentlich interessiert, weil er mir Aufklärung darüber gab, in welcher Weise jene ventrale Wandportion mit der des Chordaendes verschmolzen ist, und die seitlich in die prämandibularen Anlagen übergeht sich vom tertiären Darmscheitel trennt.

Bei diesem Embryo ist die Rachenhaut breiter perforiert, jedoch noch nicht gänzlich verschwunden, wie aus dem Medianschnitte der Tafelfig. 18 ersichtlich ist.

Seiner allgemeinen Entwickelung nach steht er zwischen dem XIII. (Fig. 18 des Textes) und XIV. Stadium (Fig. 19 des Textes).

Betrachtet man die äusserste, vordere Darmportion, so sieht man, dass der tertiäre Darmscheitel sich noch nicht in voller Ausbildung befindet.

Was aber sofort bei seiner Betrachtung auffällt, ist der Umstand, dass seine ventrale Wand gegen die Höhle eingestülpt ist und so die Vorwölbung S bildet; auf diese Weise veranlasst sie auch zwei nebensächliche Einbuchtungen V′ und V″. Die Chorda biegt sich nach Art eines Hakens und umfasst die Einbuchtung V″, um dann mit der Spitze der Einbuchtung V′ zu verschmelzen.

In den Lateralschnitten setzen sich der ventrale Zweig des

chordalen Hakens und die Einbuchtung V′ in die Zellanhäufung fort, die in die prämandibulare Anlage übergeht.

Das geschilderte Verhalten habe ich bei der grossen Zahl von Embryonen, die ich in Schnittserien zerlegte, nur ein einziges Mal beobachten können. Es ist mir jedoch aus dem Grunde interessant erschienen, weil uns die Bildung der Einbuchtung V′ den Beginn jenes Prozesses zeigt, der zur Trennung jener Portion des Darmscheitels führt, in den die Chorda übergeht. Dieses Verhalten scheint mir aber auch deshalb interessant zu sein, weil es dem sehr ähnlich ist, das ich (8) in meiner Arbeit „über den präoralen Darm der Vögel“ beobachtet und beschrieben habe.

Allgemeine Betrachtungen und Schlussfolgerungen.

Aus unseren angestellten Untersuchungen können wir den Schluss ziehen, dass sich erstens der Darmscheitel im Zusammenhange mit den Entwickelungsphasen, die das embryonale Haupt durchläuft, dreimal erneuert, bevor er seine definitiven Verhältnisse darbietet.

Der primitive Darmscheitel entspricht der vorderen Abgrenzung des primitiven Darmes. Er besitzt anfänglich die Form eines stumpfen Winkels, Angulus entodermicus anterior, der allmählich dadurch sich spitzer gestaltet, dass der Sulcus limitans anterior sich vordrängt und sich unter das embryonale Kopfende vorschiebt (Stadium I, II, III). Während dies aber geschieht, beginnt sich bereits der embryonale Kopf im Kopfkrümmungswinkel ventralwärts zu biegen und daher biegt sich auch im Zusammenhange mit der Medullarrinne das Entoderm des Darmes.

Daraus folgt, dass, während der Primitivdarmscheitel, wie aus Fig. 3, 4, 5 des Textes ersichtlich ist, allmählich die Form eines sackförmigen Trichters annimmt, derselbe nicht mehr dem

vorderen Ende der Längsachse des Darmes entspricht, sondern sich ventralwärts biegend, den Platz dem ihm folgenden dorsalen Darmwandstücke überlässt.

Hierauf entsteht die Anlage der vorderen Hirnfalte, oder besser gesagt, es nähern sich ihre beiden Blätter und infolge davon atrophisiert das sackförmige Divertikel des Primitivdarm scheitels, welches zwischen den genannten Blättern eingeschlossen war, und verschwindet endlich vollständig. Auf diese Weise kommt der sekundäre Darmscheitel zur Entwickelung. Aber das einmal beobachtete Phaenomen wiederholt sich noch einmal. Durch die Bildung des Stomadaeum einerseits und durch die fortschreitende Kopfkrümmung andererseits erleidet neuerdings die äusserste, vordere Darmportion eine Einengung, die sie zu einem Sacke umgestaltet, wie dies aus der Beschreibung der Stadien VI, VII, VIII (Fig. 11, 12, 13 des Textes) hervorgeht.

Hierauf fällt dieser sekundäre Darmscheitel, möglicherweise infolge der Entwickelung der Infundibularregion, neuerdings einer Involution anheim und verschwindet, und an seiner Stelle bildet sich der tertiäre Scheitel (Stadium IX, Fig. 14 des Textes u. ff.).

Dieser tertiäre Scheitel unterscheidet sich wesentlich von den zwei ersten, die ihm vorangegangen sind.

Die zwei ersten können als zwei Portionen einer gleichen Bildung aufgefasst werden, die der Reihe nach atrophisch werden, während der tertiäre Scheitel als eine selbständige Bildung aufgefasst werden muss, und zwar ist er eine Einbuchtung der dorsalen Darmwand und entwickelt sich im Zusammenhange mit der Kopfkrümmung, ja sogar durch diese bedingt. Jener fängt an sich schon zu einer Zeit zu entwickeln, in der noch der sekundäre Scheitel besteht (Fig. 12 des Textes).

Nach dem Schwunde des sekundären Scheitels drängt sich der tertiäre immer weiter in den Winkel der Schädelkrümmung hinein, worauf auch er einer Involution anheimfällt. Seine dor-

sale Wand wird durch die sich entwickelnden Aortenbögen gegen seine ventrale gedrängt, seine Höhle obliteriert allmählich und verschwindet schliesslich ganz und es entsteht schliesslich ein neuer nämlich der definitive Darmscheitel.

Mit diesen die Darmscheitel betreffenden Veränderungen sind aber auch jene verbunden, die das Entoderm des Kopfdarmes im allgemeinen und die Chorda dorsalis im speziellen betreffen.

Sobald der primitive Scheitel sich zu bilden anfängt, erscheint das Entoderm in Chorda und dorsale Darmwand getrennt, aber bloss in seinem hinteren Anteile; vorne dagegen findet man noch eine undifferenzierte Entodermstrecke.

Die Trennung der Chorda schreitet von hinten nach vorne zu vor, bleibt aber nach Erreichung des Kopfkrümmungswinkels eine Zeit lang stehen, so dass wir in vielen Entwickelungsstadien vor dem Kopfkrümmungswinkel eine undifferenzierte Entodermstrecke vorfinden. Sie erstreckt sich seitlich weit über die Grenzen der Chorda hinaus, indem sie zwei Zellanhäufungen bildet, die sich in die lateralen Teile des embryonalen Kopfes vordrängen.

Wir können daher eine mittlere Portion unterscheiden (undifferenziertes Entoderm) und zwei seitliche (entodermale seitliche Zellanhäufungen). Diese Verhältnisse erhalten sich bis zum Zeitpunkte der Bildung des tertiären Darmscheitels; sobald sich aber dieser nach vorne vorzuwölben beginnt, schreitet die Trennung der Chorda fort, bis wir nur mehr ihr vorderes Ende noch mit der Darmwand vereinigt finden. Daher schränkt sich naturgemäss das undifferenzierte Entoderm (mittlere Portion). sehr stark ein. Die lateralen Anhäufungen bleiben dagegen sehr voluminös, und gehen so weit ventral vor, bis sie das seitliche Ectoderm des Stomadaeum erreichen und sich mit ihm innig vereinigen. Gleichzeitig treten in ihnen die prämandibularen Kopfhöhlen auf (Prämandibulare Anlagen).

Später befreit sich die Chorda vom tertiären Darmscheitel, nachdem dieser atrophisch geworden ist, indem sie seitlich mit den prämandibularen Anlagen verbunden bleibt. Hierauf wird die vordere Portion der Chorda atrophisch und die beiden prämandibularen Anlagen bleiben sodann bloss in der Mittellinie durch den intermediären Strang verbunden. Endlich verschwindet auch dieser und die beiden Anlagen werden sodann voneinander unabhängig.

Litteratur-Verzeichnis.

1. Corning, H. K., Über die Entwickelung der Kopf- und Extremitätenmuskulatur bei Reptilien. Morph. Jahrb. Bd. 28. H. 1. 1899.
2. Davidoff, M. von, Über präoralen Darm und die Entwickelung der Prämandibularhöhle bei den Reptilien (Platydactylus mauritanicus L. und Lacerta muralis Merr.). Festschrift zum 70. Geburtstag von Kupffer. 1899.
3. Dorello, P., Studi embriologici sui Rettili. P. I[a]. Ricerche fatte nel Lab. di Anat. Norm. della R. Univ. di Roma ed in altri Lab. biolog. Vol. VII. Fasc. 3 e 4. 1900.
4. His, W., Zur allgemeinen Morphologie des Gehirns. Arch. f. Anat. u. Entwickelungsgesch. Leipzig 1892.
5. Hoffmann, C. K., Reptilien. In Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. VI. Abt. III.
   — Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Reptilien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 40. 1884.
   — Weitere Untersuchungen zur Entwickelungsgeschichte der Reptilien. Morph. Jahrb. Bd. XI. 1881.
6. Orr, H., Contribution to the Embryology of the Lizard. Journ. of Morph. Boston. U. S. A. 1887.
7. Salvi, G., L'origine ed il significato delle fossette laterali dell' ipofisi e delle cavita premandibolari negli embrioni di alcuni sauri. Arch. Ital. di Anatomia e di Embriologia. Vol. I. Fasc. 2. Firenze 1902.
8. — L' intestino preorale degli uccelli. Memorie della Societa Toscana di Scienze Naturali in Pisa. Vol. XXI. 1905.
9. Strahl, H., Beiträge zur Entwickelung von Lacerta agilis. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. 1882.
   — Beiträge zur Entwickelung der Reptilien. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. 1883.
   — Entwickelungsvorgänge am Vorderende des Embryo von Lacerta agilis. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. 1884.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemein gültige Bezeichnungen:

EC. Ectoderm.
EN. Entoderm.
SLA. Sulcus limitans anterior.
C. Chorda.
PDI. Dorsale Darmwand.
PVI. Ventrale Darmwand.
VI. Darmscheitel.
CI. Darmhöhle.
EI. Undifferenziertes Entoderm.

Tafel 39/40.

Fig. 1. Vorderteil eines medianen Sagittalschnittes eines Embryo mit 1 Ursegmentenpaar. AC. Vorderer Ectodermwinkel. AE. Vorderer Entodermwinkel.

Fig. 2. Vorderteil eines medianen Sagittalschnittes eines Embryo mit 3 Ursegmentenpaaren. AC. Vorderectodermwinkel. VPI. Vorderentodermwinkel oder primitiver Darmscheitel. AF. Sekundärer Entodermwinkel.

Fig. 3. Vorderteil eines lateralen Sagittalschnittes derselben. MC. Zellmasse, welche lateralwärts das undifferenzierte Entoderm wie auf der Fig. 2 hervorgeht, fortsetzt.

Fig. 4. Vorderteil eines Frontalschnittes eines Embryo mit 4 Ursegmentenpaaren. M. Boden des Medullarrohres. MC. Frontalschnitt der das undifferenzierte Entoderm der Tafelfig. 5 und die Zellmasse der Tafelfig. 6 trifft.

Fig. 5. Vorderteil eines medianen Sagittalschnittes eines Embryo mit 4 Ursegmentenpaaren. VPI. Primitiver Darmscheitel, der die Form einer Tasche angenommen hat. AF. Sekundärer Entodermwinkel.

Fig. 6. Vorderteil eines lateralen Sagittalschnittes desselben. MC. Zellmasse. MS. Tangentialschnitt der Lateralwand der Tasche VPI. der Fig. 5.

Fig. 7. Vorderteil eines medianen Sagittalschnittes von einem Embryo mit 5 Ursegmentenpaaren. Die Tasche VPI der Tafelfigur 5 ist verschwunden, und die Einbuchtung AV. stellt hier die Mündung derselben dar. Der sekundäre Entodermwinkel hat sich in AF'. fortgesetzt und dadurch hat sich ein anderer in AD. gebildet. PCA. Vordere Hirnfalte.

Fig. 8. Vorderteil eines lateralen Sagittalschnittes desselben. MC. Zellmasse, die das undifferenzierte Entoderm der Fig. 7 lateralwärts fortsetzt.

Fig. 9. Vorderteil eines Frontalschnittes eines Embryo mit 7 Ursegmentenpaaren.

Fig. 10. Vorderteil eines medianen Sagittalschnittes eines Embryo mit 7 Ursegmentenpaaren. VS. Sekundärer Darmscheitel, der durch die Vertiefung der Einbuchtung AV. der Fig. 7 bedingt ist. NI. stellt die Einbuchtung AF. der Fig. 7 dar. MF. Rachenhaut. ST. Stomadaeum.

Fig. 11. Vorderteil eines lateralen Sagittalschnittes eines Embryo mit 10 Ursegmentenpaaren. M. Medullarwand. CI. Darmhöhle. MS. Tangentialschnitt der Lateralwand des Darmvorderendes. MC. Zellmasse. EC. Region in welcher die Zellmasse mit dem Ectoderm verschmilzt. ST. Stomadaeum.

Fig. 12. Vorderteil eines medianen Sagittalschnittes eines Embryo mit 12 Ursegmentenpaaren. VS Sekundärer Darmscheitel, der wieder die Form einer Tasche angenommen hat. IN. Einstülpung der Darmwand. VT. Stellt die kleine Einbuchtung der Fig. 10 die hier tiefer geworden ist. VC. Chordahacken. MF. Rachenhaut. ST. Stomadaeum.

Fig. 13. Vorderteil eines lateralen Sagittalschnittes desselben. CI. Darmhöhle. MC. Zellmasse. EC. Region, in welcher sie mit dem Ectoderm verschmilzt. ST. Stomadaeum.

Fig. 14. Vorderteil eines lateralen Sagittalschnittes eines Embryo mit 17 Ursegmentenpaaren. MC. Zellmasse, an welcher die kleine Höhle CP., die die Anlage der Prämandibularkopfhöhle ist. EC. Region, in der die Zellmasse noch einmal mit dem Ectoderm verschmilzt.

Tafel 41/42.

Fig. 15. Vorderteil eines medianen Sagittalschnittes eines Embryo mit Ursegmentenpaaren. CI. Darmhöhle. VT. Tertiärer Darmscheitel, der der Einbuchtung VT. der Fig. 12 entspricht. MF. Rachenhaut. ST. Stomadaeum.

Fig. 16. Vorderteil eines medianen Sagittalschnittes eines Embryo mit 28 Ursegmentenpaaren. DF. Die Pharynxhöhle, die mit dem Stomadaeum, der Durchbohrung der Backenhaut wegen, vereinigt ist. VT. Tertiärer Darmscheitel, der in Beziehung auf das vorhergehende Stadium kleiner geworden ist. AC. Zellmasse, die jetzt den Zwischenstrang der Prämandibularanlagen darstellt.

Fig. 17. Vorderteil eines medianen Sagittalschnittes eines Embryo mit 30 Ursegmentenpaaren. CF. Pharynxhöhle und definitive Darmscheitel. VT Letzter tertiärer Scheitelrest. AC. Zellmassenrest. AI. Hypophysenanlage.

Fig. 18. Vorderteil eines medianen Sagittalschnittes mit 24 Ursegmentenpaaren. MF. Rachenhautrest. VT. Tertiärer Darmscheitel. S. Vorgeschriebener Teil der Darmscheitelwand. V'. Ventrale Einbuchtung. V''. Dorsale Einbuchtung des Darmscheitels.

ÜBER DIE

NATUR DER THYMUS-ELEMENTE.

VON

PHILIPP STÖHR,
WÜRZBURG.

Mit 29 Abbildungen auf den Tafeln 43/50.

1. Einleitung.

„Die Thymus ist ein lymphoides Organ."

Das ist einer der wenigen Punkte, über welche die zahlreichen Untersucher der Thymus einig sind. Und in der Tat sieht die Thymus eines jungen Säugers — viele Autoren behaupten das auch von der Thymus der anderen Vertebraten — sehr „lymphoid" aus. Ich sage „lymphoid", nicht etwa lymphdrüsenartig, denn sobald man die Thymus etwas genauer betrachtet, ergeben sich trotz der grossen Ähnlichkeit der beiderlei Organe zusammensetzenden Zellen doch recht bedeutende Unterschiede zwischen ihr und einer Lymphdrüse.

Der Thymus fehlt eine derbe Kapsel und von ihr ins Innere tretende Balken, im Mark der Thymus giebt es keine Keimzentren, d. h. Stätten, in denen viele neue Zellen gebildet, bei der Thymus ist vielmehr die Rinde der hauptsächlichste Sitz der Zellenbildung. (Schedel 33).

Rinde und Mark der Thymus sind mit den gleichnamigen Gebilden der Lymphdrüsen durchaus nicht zu vergleichen. Endlich finden sich in der Thymus besondere Gebilde, die Hassalschen Körper, die von der überwiegenden Mehrzahl der Thymusforscher als Epithelreste angesehen werden,[1]) denn die Thymus

[1]) Die in neuerer Zeit wieder auftauchenden Angaben über eine Bildung der Hassalschen Körper aus Blutgefässen beruhen auf Missverständnissen, über die später eingehender berichtet werden soll.

ist, so „lymphoid“ sie auch sonst aussehen mag, epithelialer Abkunft, sie stammt aus dem Epithel der Mundhöhle, aus dem Entoderm. Das ist vor Jahren durch Koelliker bei Säugern entdeckt, und seitdem für alle Wirbeltierte bestätigt worden.

Die entodermale Abkunft der Thymus gehört ebenfalls zu dem Wenigen, das allgemein anerkannt wird. Mit einem Male treten wir aber auf ein strittiges Gebiet, wenn wir uns die Frage vorlegen: auf welche Weise wird aus dem ursprünglich epithelialen Entoderm - Organ das spätere „lymphoide“ Gebilde? Ein Teil der Autoren ist der Meinung, dass die ursprünglich epitheliale Anlage von Blutgefässen und Lymphzellen durchwachsen wird, die von aussen her eindringen, das gibt die Marksubstanz, während sekundär lymphknötchenartige Bildungen die Marksubstanz umwuchernd die Rindensubstanz bilden.

Das ist die alte von His (16 Seite, 56) Stieda (35) geschaffene Deutung, die Lehre von der Pseudomorphose der Thymus, die unterstützt von Dohrn, Gulland und früher auch von Maurer, in allen Lehrbüchern Aufnahme gefunden hatte und auch noch bis vor wenigen Jahren als die herrschende galt. Selbst von Ebner schliesst sich in dem von ihm bearbeiteten dritten Bande des Köllikerschen Handbuches der Gewebelehre des Menschen dieser Deutung an, ohne der, freilich im wesentlichen an niederen Vertebraten gemachten, anderen Auffassungen über die Thymus zu gedenken.

Der andere Teil der Autoren, als deren eifrigster Vertreter Beard (4) genannt werden darf, bestreitet, dass ein Hereinwuchern von Lymphzellen von aussen her stattfinde, die Lymphzellen sollen vielmehr direkte Abkömmlinge der Epithelzellen der Thymus sein. Man hat diese Lehre die Transformationslehre genannt[1]).

[1]) Man findet in so vielen Thymus-Arbeiten immer wieder Koelliker (17) als den ersten Verfechter der Transformationslehre hingestellt, dass es ast den Eindruck macht, als ob ein Autor vom anderen diese Angabe mit

Beard geht sogar so weit, zu sagen, „the thymus is the parent source of all the lymphoid structures of the body“ (Seite 471). Damit gelangen wir aber zu einer Frage von allgemeiner Bedeutung. Es handelt sich jetzt nicht mehr um den Bau der Thymus, sondern um die Frage nach dem Ursprung der Leucocyten, die, so oft sie auch in Angriff genommen worden war, noch nicht auch nur einigermassen befriedigend beantwortet werden konnte. Es gab eine Zeit, da man energisch für eine Entstehung der Leucocyten aus dem Entoderm, teils aus dem Epithel der Tonsillen, teils aus dem Darmepithel eintrat. Es handelte sich in all diesen Fällen um missverstandene Bilder; die im Epithel gefundenen Leucocyten waren nicht dort entstanden, traten nicht vom Epithel aus in das unterliegende Bindegewebe, sondern wanderten in umgekehrter Richtung vom Bindegewebe aus in das Epithel und durch dieses in die Mund- resp. Darmhöhle [1]).

Diese letztgenannte Auffassung wurde fast allseitig acceptiert; für die Frage nach dem Ursprung der Leucocyten jedoch hatte sie nur eine negative Bedeutung: die Leucocyten kommen nicht aus dem Entoderm dieser Organe. Die Frage nach dem Ursprung der ersten Leucocyten war aber damit gar nicht berührt, denn die strittigen Bilder stammen aus einer Zeit,

herüber genommen habe, ohne die originalen Mitteilungen Koellikers selbst zu prüfen. Und die lauten dahin, dass die Thymus „aus einem gefässhaltigen Reticulum mit lymphkörperchenartigen Zellen in seinen Maschen besteht“ (S. 876). Und weiter, dass sich die Hauptumgestaltung des Organs dadurch vollzieht, „dass die Zellen desselben immer kleiner und unscheinbarer werden, bis sie endlich, nachdem auch ihre Grenzen, die früher schon nie besonders deutlich waren, ganz sich verwischt haben, wie Ansammlungen kleiner runder Kerne mit wenig Zwischensubstanz erscheinen und der Bau des Organs seinen epithelialen Charakter verloren und den bekannten der Thymus-Substanz angenommen hat“.

Von einer Transformation der Epithelzellen in Leucocyten — Koelliker betont nur die Ähnlichkeit mit Lymphkörperchen — ist also nirgends die Rede.

1) Vergl. Stöhr (37).

in der überall im Organismus Leucocyten schon vorhanden waren.

Es ist nicht unmöglich, dass diese erfolgreiche Zurückweisung der Meinung von der entodermalen Abkunft der Leucocyten mit einen Teil der Schuld trägt, dass die von Beard u. a. vertretene Lehre, dass die Lymphzellen von der Thymus gebildet werden, so wenig günstige Aufnahme fand. Man war wohl geneigt auch hier an missverstandene Durchwanderung zu denken[1]) und die Bilder, die Beard in seiner oben citierten Arbeit liefert, sehen teilweise wirklich so aus, als wenn hier eine Durchwanderuug von Leucocyten stattfände (vergl. z. B. 4. Fig. 15 und Fig. 30, wo die Leucocyten der äusseren Oberfläche verdächtig nahe liegen), allein man tat darin Unrecht. Die Mehrzahl der neueren Untersucher der Thymus behauptet mit aller Bestimmtheit, dass an eine Einwanderung von aussen nicht gedacht werden könne. So haben Nusbaum und Prymak bei der Forelle keinen einzigen Leucocyten in der Umgebung der Thymus gesehen. „Es ist also schon aus diesem Grunde die Ableitung der lymphoiden Kerne der Thymus von dem subepithelialen Bindegewebe ausgeschlossen" (25 Seite 15). In gleichem Sinne äussert sich Maurer (23) über die Thymus der Eidechse, Prenant (27) über jene des Schafes und O. Schultze (34) in seinem Grundriss der Entwickelungsgeschichte des Menschen und der Säugetiere, so dass man trotz neuerer gegenteiliger Behauptungen Ver Eckes[2]) über die Anurenthymus wohl annehmen kann, dass die „lymphoiden Zellen" der Thymus bei allen Wirbeltieren nicht von aussen in die Thymus einwandern, sondern loco aus

[1]) v. Ebner (7) (S. 330): „Bezüglich der Herkunft der Leucocyten wiederholen sich dieselben Fragen wie bei den Tonsillen."

[2]) Ver Ecke (40) hat die Anurenthymus nur in späten Stadien — bei Fröschen, die nur noch ein Rudiment von einem Schwanz besassen — untersucht. Solche Stadien sind zur Entscheidung der Frage, ob die kleinen Zellen eingewanderte Elemente seien, nicht verwendbar.

der wiederholten Teilung der entodermalen Epithelzellen hervorgegangen sind.

Meine eigenen vorzugsweise an Anuren, ferner an Mensch, Maus, Rind, Schaf, Schwein und Katze angestellten Untersuchungen erlauben mir, ebenfalls für die lokale Entstehung der kleinen Zellen aus dem Epithel der Thymus einzutreten, aber sie führen mich zu einer Auffassung, die derjenigen aller bisherigen Thymusbearbeiter entgegengesetzt ist: die kleinen Zellen sind keine „lymphoiden Elemente", keine Lympho- oder Leucocyten, sie sind Abkömmlinge von Epithelzellen und bleiben Epithelzellen, so lange sie bestehen. Die Thymus ist und bleibt ein epitheliales Organ, das mit der Bildung von Leucocyten nichts zu tun hat. Um diese Auffassung zu begründen, werde ich zunächst den Nachweis liefern, dass die ersten Leucocyten[1]) ohne jede Beteiligung der Thymus auftreten; ein gut geeignetes Objekt ist hierfür die Anurenthymus, deren Entwicklung auch insofern eine nochmalige Revision verdient, als gerade bei den Anuren noch Zweifel bestehen, ob die „lymphatischen Zellen" ebenfalls von der epithelialen Thymusanlage abstammen oder mit dem Bindegewebe eingedrungene mesodermale Elemente darstellen, (Maurer 24 Seite 136).

Ich werde dabei auch Gelegenheit haben auf andere, der Thymus benachbarte Stellen hinzuweisen, die tatsächliche Einwanderung von Leucocyten zeigen und leicht zu verhängnissvollen Verwechselungen führen können. Ich werde dann zeigen, dass bei Säugern die „lymphoiden" Zellen wieder zu Epithelzellen werden, dass es ganz überflüssig war, die Abkömmlinge des Epithels, mit dem Namen „lymphoide Zellen" „Leucocyten" etc. zu belegen.

---

[1]) Ich gebrauche hier den Namen „Leucocyt" nicht in dem beschränkten Sinne der neuen Nomenklatur, sondern als allgemeine Bezeichnung für alle weissen Blutzellen, gleichviel welcher Unterart sie angehören.

2. Die Entwicklung der Thymus von Hyla und ihre Beziehungen zu den ersten Leucocyten.

Ich beginne mit der Beschreibung einer 7,3 mm langen (Mund-Afterlänge 3,3 mm) Hylalarve mit äusseren Kiemen, bei der beide Thymusknopsen noch mit dem Mutterboden in Verbindung stehen. Die erste Knospe liegt, wie Maurer schon angiebt, in der Ebene eines Querschnittes, der gerade noch den hintersten Abschnitt des Augapfels trifft. (Fig. 1), und stellt an meinen Präparaten bei Hyla nur einen kurzen, sich rasch zuspitzenden Fortsatz dar; die zweite Knospe, die in der Ebene eines das Vorderende des Ohrbläschens treffenden Querschnittes liegt, ist dicker und an ihrem ziemlich gerade dorsalwärts gerichteten Ende kolbig verdickt (Fig. 3)[1]. Beide Thymusknospen bestehen aus Epithelzellen, die in diesem Stadium noch stark mit Dotterplättchen beladen sind, so dass von einem Erkennen irgend welcher Zellgrenzen keine Rede ist. Dotterarm dagegen sind die meisten Zellen des benachbarten Mesenchyms, fast durchweg Elemente mit zartem, sternförmig verästeltem Zellleib und einem oblongen hellen Kern[2]. Dadurch ist die Grenze zwischen Epithel und dem mesenchymalen Bindegewebe unschwer festzustellen, wenn auch jene scharfen Linien, die sich bei Meroblastiern schon in den frühesten Stadien zwischen Epithel und Bindegewebe finden, noch fehlen. Für ein Auswandern epithelialer Zellen aus den Thymusknopsen lassen sich keine Belege erbringen (Fig. 2 und 4), ebensowenig sieht man in den Thymusanlagen selbst Elemente, die irgendwie eine Ähnlichkeit mit Lympho- oder Leucocyten besässen. Im Mesenchym finden

[1]) Ich habe die beiden Figuren, die sich demnach wohl mit der Fig. 18 Maurers (21) in Einklang bringen lassen, nur gezeichnet, um die sonst schwierige Orientierung der Fig. 2 und 4 zu erleichtern.

[2]) Das gilt in diesem Stadium nur für den Bereich des Vorderkopfes; je weiter wir die Serie kaudalwärts verfolgen, um so reicher werden auch die Zellen des Mesenchyms an Dotterplättchen; einzelne solcher dotterreichen Mesenchymzellen sind übrigens auch noch im Vorderkopf gelegen (Fig. 2).

Fig. 1

Bulbus oculi

Erste Thymusknospe

Fig. 2

Vorknorpel

Nerv

Grosse Wanderzellen

Dotterplättchen

Fig. 5.

Epidermis

Leukocyt

Vornierenkanälchen

Leukocyten in einem Lymphspalt

Kerne von Gefässwand Zellen

Cölomepithel

Fig. 3

Ohrbläschen

Zweite Thymusknospe

Fig. 4

Fig. 6

Wanderzellen

Bindegewebs Zelle

Leukocyt

Fig. 7

A

Vena jugularis

B

Mundhöhlen epithel

Nerv

Thymus

Blutgefäss

Erste Kiemenbogenvene

C

Leukocyten aus der Vorniere

Kgl. Univers. Druckerei v. H. Stürtz, Würzburg

sich dagegen vereinzelt Elemente, deren Zugehörigkeit zum Mesenchym fraglich erscheint; es sind das rundliche Zellen mit ansehnlich entwickeltem Körper, die auffallend häufig einen in Mitose begriffenen Kern aufweisen. Wir werden die weiteren Schicksale dieser Zellen auf späteren Stadien kennen lernen. Ihre Herkunft ist dunkel; ich sehe sie schon bei jüngeren, 6,5 mm langen Hylalarven gerade so regelmässig verteilt, wie später; nirgends sind Gruppen vorhanden, die auf eine bestimmte Quelle hindeuten.

Der Umstand, dass bei solchen jungen Larven die Belastung aller Zellen mit Dotterplättchen eine sehr bedeutende ist, macht es unmöglich, der Frage, ob sie vielleicht mit den Mesenchymzellen gemeinsamen Ursprungs sind, näher zu treten. Die „grossen Wanderzellen“, so will ich diese Elemente benennen, stehen zu den Blutgefässen in keiner nachweisbaren Beziehung. Letztere enthalten ausschliesslich Erythrocyten, die trotz der oft erheblichen Beladung mit Dotterelementen, trotz der noch fehlenden charakteristischen Färbbarkeit ihres Kernes doch deutlich zu unterscheiden sind.

Auf Schnitten durch die Vorniere stossen wir auf neue Elemente: runde, dotterarme Zellen mit relativ spärlichem, sich dunkelfärbenden Protoplasma und einfachem, oft nierenförmigem häufig aber auch doppeltem, dunklem Kerne: Leucocyten (Fig. 5). Sie liegen nicht in den Blutgefässen, sondern in Spalten des Bindegewebes.

Ihre Menge ist eine sehr geringe und im wesentlichen auf die Vorniere beschränkt. Ich habe an mehreren Larven des gleichen Stadiums sichere Leucocyten nur in der Vorniere selbst, dann Leucocyten auf dem Peritonealüberzuge der Vorniere aufliegend, und endlich einige nicht ganz klare Leucocyten im Mesenchym gefunden. Über ihre Herkunft gibt dieses Stadium keine Antwort, doch lässt sich schon soviel sagen, dass die

ersten Leucocyten an der Vorniere liegen und dass die Thymusknospen mit ihrer Produktion nichts zu tun haben.

In den allernächsten Stadien (8 mm), sind die grossen Wanderzellen mehrkernig geworden und zeigen statt der runden Gestalt jetzt vielfach Formen, die auf eine lebhafte amöboide Bewegung hindeuten, d. h. sie sind mit längeren und kürzeren lappigen Fortsätzen versehen, die durchaus den bekannten Bildern amöboider Bewegung entsprechen und jede Verwechslung etwa mit vielästigen Bindegewebszellen ausschliessen (Fig. 6).

Ihre Zahl ist eine relativ grosse, jeder Schnitt zeigt einzelne Exemplare. Saxer (30) hat bei Säugern ähnliche Formen beschrieben, die er „primäre Wanderzellen“ nennt; ich würde den gleichen Namen auch für diese Zellen acceptieren, wenn nicht dort die primären Wanderzellen die Stammform für Leuco- und Erythrocyten darstellten; einen derartigen Nachweis vermag ich nicht zu erbringen, weder für die Erythrocyten, noch für die Leucocyten, von denen die grösseren, protoplasmareicheren ja eine gewisse Ähnlichkeit mit den kleineren Exemplaren der „grossen Wanderzellen“ haben. Man könnte da vielleicht eine ganze Serie von Übergangsformen zusammenstellen, der Beweis aber, dass die „grossen Wanderzellen“ aus den echten Leucocyten entstehen, ist damit gewiss nicht erbracht.

In der nächsten Zeit — die Larven sind nur um Bruchteile eines Millimeters länger[1]) — erfolgt eine Vermehrung der Leucocyten und zwar ausschliesslich im Bereich der Vorniere. Um die hier sich abspielenden Vorgänge richtig zu verstehen, ist eine genauere Beschreibung des ganzen Vornierenkörpers notwendig. Derselbe ist ein rundlich-ovaler, caudalwärts an dorsoventraler Höhe abnehmender Körper, der besteht aus den gewundenen, von einer einfachen Lage kubischer Epithelzellen

[1]) Die Längenangaben haben bekanntlich keinen sehr grossen Wert. Die Vermehrung der Leucocyten fällt in die Zeit, wo das bis dahin vorknorpelige Kiemenskelett deutlich knorpelig wird.

gebildeten Vornierenkanälchen, die am medial-oberen Winkel der Vorniere mit 3 Nephrostomen in das Cölom münden; die zwischen den Vornierenkanälchen frei bleibenden Räume werden von Blutgefässen eingenommen, deren äusserst zarte Wände keineswegs überall deutlich sichtbar sind (Fig. 5).

An vielen Stellen hat man den Eindruck, als wenn die Erythrocyten frei in lacunenartigen[1]) Räumen gelegen wären. In Wirklichkeit bestehen aber um diese Zeit keine Lacunen mehr, sondern es wird die Vorniere von weiten Venen durchzogen, deren zarte Wandungen nur auf senkrecht diese treffenden Schnitten deutlich sichtbar sind. Zwischen diesen weiten, dünnwandigen Venen bestehen da und dort freie Spalten. Die gegen das Cölom gekehrte Fläche der Vorniere ist von einer einfachen Lage platter Cölomepithelzellen überzogen, gegen das Mesenchym der Cutis bildet eine anfangs noch dünne, später stärker werdende Lamelle von Pigmentzellen einen Abschluss. Wirkliches Mesenchym ist in der Vorniere wohl kaum vorhanden, es fehlt, wenn wir die zarten Linien, die sich da und dort zwischen den Vornierenkanälchen ausspannen, als Teile der Gefässwand ansprechen, (vergl. Fig. 5) völlig. In der so zusammengesetzten Vorniere haben wir schon bei 7,3 mm langen Hylalarven einzelne Leucocyten vorgefunden, in der gleichbeschaffenen Vorniere grösserer (8,6 mm langen) Larven treffen wir jetzt viele Leucocyten. Sie liegen in Nestern zwischen den Vornierenkanälchen, sie liegen oft in ganzen Längsreihen, dicht unter dem Cölomepithel zwischen diesem und der Venenwand (Fig. 8). In den Nestern wie in den Längsreihen sind Mitosen vorhanden. Wo kommen diese Leucocyten her? Es ist nicht anzunehmen, dass sie von aussen her in die Vorniere importiert worden sind, denn ich finde im ganzen Larvenkörper keine Stelle, wo Leucocyten in grösseren oder kleineren Gruppen angehäuft wären; sie sind

1) Vergl. auch Götte (13 [S. 760]) und Lewis (19).

überhaupt im übrigen Körper nur ganz vereinzelt anzutreffen und liegen dann regelmässig in dem lockeren Mesenchym, das die Räume zwischen Epidermis und den verschiedenen Organen des Körpers ausfüllt; es scheint vielmehr, als wenn umgekehrt die hier befindlichen Leucocyten aus der Vorniere dahin gelangt wären, denn man findet in der Nachbarschaft derselben immer verhältnismässig mehr Leucocyten, als in grösserer Entfernung. Nicht selten liegen die Leucocyten in weiten, Lymphspalten ähnlichen Räumen, die auch in der Vorniere zu finden sind (Fig. 5).

Ein solcher Lymphspalt durchbricht die obengenannte Pigmentzellenlage am vorderen oberen Rand der Vorniere und steht mit den Lymphspalten der Vorniere in direktem Zusammenhang. Das Mesenchym, welches die Abkömmlinge des Entoderms umgibt, ist, soweit die teilweise noch recht dichte Einlagerung von Dotterplättchen einen Einblick erlaubt, völlig frei von Leucocyten. Ich finde nirgends den geringsten Anhaltspunkt für die Annahme einer entodermalen Abkunft der Leucocyten. Ich finde nirgends eine Andeutung dafür, dass die ersten Leucocyten an einer anderen Stelle, als in der Vorniere entstehen[1]). In dieser selbst kämen in Betracht: 1. Das Epithel der Vornierenkanälchen — keine Spur deutet auf eine Ent-

[1]) Hier komme ich mit den Angaben Maurers (22) in Konflikt, der angiebt, dass bei Anurenlarven, die durch äussere Kiemen atmen (4 mm Mund-After-Gänge) nirgends Elemente bestehen, die man mit Sicherheit als Vorläufer lymphatischer Zellen deuten könnte. Ich kann dem gegenüber nur sagen, dass um jene Zeit sehr deutliche Leucocyten vorhanden sind. Fig. 5 stammt von einer Larve, deren Mund-Afterlänge 3,3 mm, Fig. 8 von einer Larve, deren Mund-Afterlänge 3,6 mm beträgt. Beide Figuren zeigen Leucocyten. Es ist auch ausgeschlossen, dass unsere Differenzen durch die verschiedenen Species, Maurer hat ausschliesslich Rana temporaria untersucht bedingt sind. Meine Stadien sind wesentlich jünger als die Maurers, denn in meinen Stadien zeigt die Darmschlinge auch im vorderen Abschnitte noch kein deutliches einschichtiges Epithel. Wenn Maurer sogar bei Larven von 4,6 mm Mund-Afterlänge nirgends lymphatische Elemente findet, so kann ich nur vermuten, dass der Vorniere keine genauere Beachtung geschenkt worden ist.


Fig 8
Epidermis
Pigmentblatt
Muskel
Leukocyten
Tangentialschnitt eines Vornierenkanälchens
Lymph spalt
Leukocyten
Coelomepithel


Fig 9
Peritonealepithel der Vorniere

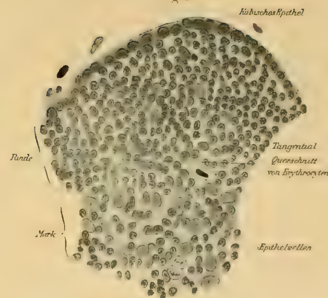
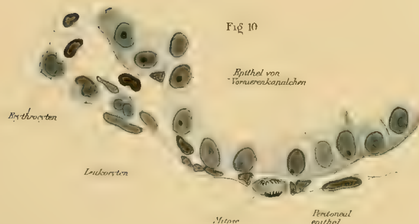

Fig 12.
Kubisches Epithel
Rinde
Tangential Querschnitt von Erythrocyten
Mark
Epithelzellen


Fig 11
Vornierenkanälchen Epithel
Leukocyten
Monaster (Seitenansicht)
Peritoneal-epithel


Fig 10
Epithel von Vornierenkanälchen
Erythrocyten
Leukocyten
Mitose
Peritoneal epithel

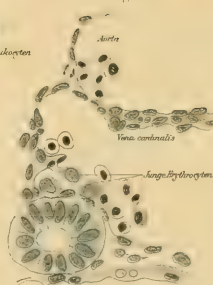

Fig 13
Aorta
Vena cardinalis
Junge Erythrocyten


Fig 14.
Erythrocyten einer Forelle vom 48t Tage

stehung der Leucocyten aus dieser Quelle. 2. Die Blutgefässe: aus den Blutgefässen können die Leucocyten nicht kommen, denn um jene Zeit finden sich nur Erythrocyten in den Blutgefässen. Es käme also nur die Blutgefässwand, die einzig aus dünnen, platten Epithelzellen besteht, in Frage. Ich kann die Möglichkeit einer solchen Entstehung nicht ausschliessen, die Anwesenheit relativ grosser Gruppen von Leucocyten mitten zwischen den Venen liesse sich für eine solche Deutung verwenden, aber einen strikten Beweis für die Bildung der Leucocyten aus der Venenwand habe ich nicht auffinden können[1].

---

[1]) Bekanntlich enthält auch die embryonale Salmonidenniere ein „lymphoides", andere Autoren sagen sogar „adenoides" Gewebe. Mit Recht hat Felix in seinen ausgezeichneten Beiträgen zur Entwicklungsgeschichte der Salmoniden (9 [pag. 443]) gegen diesen Namen Front gemacht: ein Reticulum fehlt hier völlig, es sind hier nur kleine Rundzellen vorhanden, deren Massen Felix das pseudolymphoide Gewebe genannt hat. Nach ihm stammen diese Zellen sämtlich „von der Wand der Vena cardinalis. Nicht alle peripheren Zellen des (ursprünglich soliden) unpaaren Venenstrangs werden zur Bildung der Wand der Kardinalvene aufgebraucht, es bleibt von Anfang an ein Rest von Zellen übrig." Später wuchern die angelagerten Zellen, in gleicher Weise aber auch die Endothelzellen; „die gewucherten Endothelzellen unterscheiden sich durch nichts von den angelagerten Zellen". Wer aus dieser Darstellung den Schluss ziehen würde, dass damit hier die Abkunft von Leucocyten aus der Venenwand, ja sogar vom Endothel dieser erwiesen wäre, würde einen Irrweg betreten. In frühen embryonalen Stadien bis etwa zum 70. Tage besitzt die Forelle keine sicheren Leucocyten. Das ist aber nicht leicht zu konstatieren, denn die jungen Erythrocyten haben eine ganz verdächtige Ähnlichkeit mit Leucocyten. Ich habe bei einer Forelle vom 61. Tage Bilder gesehen, die dem Uneingeweihten als sichere Belege für die Entstehung von Leucocyten aus dem Endothel der Vena cardinalis gelten würden (Fig. 13). Nehmen wir einmal an, die fraglichen Zellen wären Leucocyten, dann kommen wir zu dem auffallenden Resultat, dass Leucocyten nur in der Vena cardinalis, nicht aber in den anderen Blutgefässen vorkommen, denn die fraglichen Zellen sind mit verschwindenden Ausnahmen nur in dieser Vene enthalten. Erklären wir aber die Zellen als junge Erythrocyten, so hat das fast ausschliessliche Vorkommen in der Vene, an ihrer Ursprungsstätte, nicht so viel Wunderbares an sich, die neugeborenen Erythrocyten erreichen demnach rasch eine gewisse Reife, die sie den in den Arterien befindlichen Erythrocyten ähnlich macht. In jüngeren Stadien besteht die Gefahr eines Verkennens der jungen Erythrocyten nicht in dem Masse, denn dort giebt es noch eine Masse von Erythrocyten, deren Protoplasma noch nicht jenen für entwickeltere Erythrocyten

Es ist übrigens noch eine weitere Ursprungsstätte möglich: das Cölomepithel, das schon von Emery (8) bei Teleostiern als Mutterboden des Blastème cellulaire du rein bezeichnet wird.

Was bei Hyla dieser Auffassung günstig ist, wäre folgendes:

Erstens findet man zwischen Cölomepithel und Venenwand, die sich in früheren Stadien überall, an der ganzen vom Cölomepithel überzogenen Vornierenfläche direkt berührten, regelmässig Leucocyten, oft in langen Reihen, oft in kleinen Gruppen (Fig. 9) und zweitens habe ich wiederholt Mitosen gesehen, die dem Cölomepithel anzugehören scheinen und deren Teilungsebene nicht im Sinne eines Flächenwachstums des Epithels erklärt werden kann (Fig. 10 und 11). Es sieht aus, als wenn eine Cölomepithelzelle sich so teilte, dass die obere Zelle im Verband des Epithels bestehen bleibt, während die untere zu einem Leucocyten wird (Fig. 10). Ich bin mir wohl der Gefahren bewusst, die in solchen Bildern liegen. Eine

---

charakteristischen hellen Ton angenommen hat (Fig. 14). Auffallend ist auch hier der Unterschied zwischen dem Inhalt der Aorta und jenem der Vena cardinalis und ihren Ästen, welch letztere viel mehr unentwickelte, den Leucocyten ähnliche Erythrocyten aufweisen. Ich habe bei einer Forelle vom 57. Tage Stellen gefunden, in denen der Inhalt der Aorta Erythrocyten, jener der darunter gelegenen Venen aber Leucocyten zu sein scheint. Eine Täuschung, die durch die Befunde älterer (69 Tage) Forellen aufgeklärt wird, woselbst die vermeintlichen Leucocyten in wesentlich geringeren Mengen in den Venen vorhanden sind. Es sind also doch wohl junge Erythrocyten, die Fig. 13 zeigt, und mit dieser Diagnose setzen wir uns auch in Einklang mit der allgemein anerkannten Thatsache, dass die Leucocyten in den Blutgefässen später auftreten als die Erythrocyten.

Ich begreife, dass angesichts von Verhältnissen, wie sie z. B. die Forelle zeigt, die Lehre von einem gemeinschaftlichen Ursprunge von Leuco- und Erythrocyten entstehen konnte, eine Lehre, die mir ebenso wie die Umwandlung eines Leucocyten in einen Erythrocyten angesichts der Thatsache, dass die Leucocyten anfangs ganz allgemein im Blute fehlen, doch recht angreifbar erscheint. Aus dem Umstand, dass junge Elemente einander recht ähnlich sehen, können wir doch nicht den Schluss ziehen, dass sie identisch sind. Das wird uns ganz besonders die Entwicklung der Thymus lehren.

Die Forelle aber kann ich trotz der Schönheit ihrer Elemente nicht für das Studium der Blutentwicklung empfehlen, ich bin trotz immer wiederholter Studien nicht zu klaren Resultaten gekommen.

Täuschung, hervorgerufen durch einen nicht ganz genau senkrecht fallenden Schnitt, ist ausgeschlossen. Das geht aus der Zeichnung hervor, die ich mit dem Zeichenapparat in möglichster Treue hergestellt habe, aber es wäre immerhin möglich, dass die Mitose einem dicht unter dem Cölomepithel gelegenen Leucocyten angehörte. Die langovale Gestalt der Zelle spricht freilich eher für ihre Epithelnatur. Ich kann mich aber doch nicht entschliessen, auf solchen Grundlagen fussend die erste Entstehung der Leucocyten aus dem Cölomepithel als sicher zu proklamieren.

Es erübrigt noch, das Verhalten der Thymus, die ja fast von allen Autoren als Leucocytenproduzent bezeichnet wird, etwas näher ins Auge zu fassen. Die erste Thymusknospe verschwindet, wie schon Maurer (21 S. 343) richtig angiebt, spurlos. Es mag nur hier betont werden, dass bei diesem Schwund nicht etwa eine Rückbildung der Art erfolgt, dass etwa Leucocyten bei der Abfuhr zu Grunde gegangener Thymuselemente beteiligt sind; es erfolgt überhaupt kein Zugrundegehen von Thymusepithel, sondern die kleine Ausstülpung verstreicht.

Die zweite Thymusknospe bildet sich unter Abschnürung von ihrem Mutterboden zu einem rundlichen Körper aus, der aus dichtgedrängten Epithelzellen besteht; zahlreiche, dort befindliche Mitosen deuten auf rasche Vermehrung der Epithelzellen, die scharf von der mesenchymalen Umgebung abgegrenzt sind und keine Leucocyten in ihrer Nachbarschaft auffinden lassen. Bei 8,6 mm langen Hylalarven beginnt die Vascularisation der Thymus, die nicht etwa nur in ihren Randpartien, sondern in ihrer ganzen Dicke Blutgefässe enthält (Fig. 7a). Die Thymus ist zu dieser Zeit noch ein rein epitheliales Organ, welches sich da, wo der Schnitt senkrecht zu seiner Oberfläche gefallen ist, scharf von dem umgebenden Mesenchym abgrenzt (Fig. 7a links). Ihre Zellkerne sind nicht kleiner, als jene des Mundhöhlenepithels, von dem ich zum Vergleich ein Stück bei

der gleichen Vergrösserung in Fig. 7 b gezeichnet habe. Zellgrenzen lassen sich an beiden Stellen nicht erkennen.

Die bei Leucocytenkernen so häufige Nierenform ist bei Thymuselementen sehr selten zu sehen, der Habitus des Leucocyten ist, auch wenn er in Gruppen wie in der Vorniere liegt, ein anderer als jener der Thymuszellen. Von einem „lymphoiden Zustand" der Thymus ist also in diesem Stadium keine Rede, es handelt sich hier um die Vascularisation eines rein epithelialen Körpers; ich möchte das im Hinblick auf später zu erörternde Verhältnisse bei höheren Tieren ganz besonders betonen[1]).

Mit dieser Schilderung differiere ich mit Maurer (21), der bei 14,5 mm langen Froschlarven zuerst Bindegewebe und noch später, nachdem schon eine Differenzierung der Thymus in Rinden- und Marksubstanz eingetreten war, Blutgefässe einwachsen sah. Ich glaube diese Differenz nicht sowohl den verschiedenen Objekten Rana und Hyla, als vielmehr der vollkommeneren Technik der Neuzeit, die Arbeit Maurers stammt aus dem Jahre 1887, zuschreiben zu dürfen. In dem früheren, meiner obigen Beschreibung zu Grunde liegenden Stadium ist noch nichts von einer bindegewebigen Hülle, die Fortsetzungen in die Thymus schickte, zu sehen.

Untersuchen wir die Thymus einer 18 mm langen Hylalarve, wo schon eine Differenzierung in Rinden- und Marksubstanz eingetreten ist. Es mag gleich von Vornherein bemerkt werden, dass die dunklere „Rinde" keineswegs überall allseitig das hellere Mark umgibt, an einzelnen Stellen fehlt die Rinde, das Mark reicht direkt bis zur Oberfläche. Auch besteht nirgends eine scharfe Grenze zwischen Rinde und Mark, ebensowenig wie das Mark sich ausschliesslich aus grosskernigen, die Rinde nur kleinkernigen Elementen aufbaut. Die vorwiegend kleinzellige Rinde

1) Nach den soeben erschienenen Mitteilungen von Hammar (13) sind auch bei der menschlichen Thymus parenchymatöse Gefässe im rein epithelialen Stadium vorhanden (S. 26)

enthält einzelne grössere, das vorwiegend grosszellige Mark Gruppen von kleinen Zellen; auffallend ist, dass die äussere Oberfläche der Thymusrinde auf senkrecht fallenden Schnitten von einer Zellschicht hergestellt wird, die wie ein einfaches, kubisches Epithel aussieht (Fig. 12). Ich möchte hier schon darauf verweissen, dass ein ganz ähnliches Epithel auch an der Thymusoberfläche des erwachsenen Menschen sichtbar ist. Mit scharfen Rande grenzt sich dieses Epithel gegen die äussere Oberfläche, gegen das sehr zarte lockere Mesenchym ab, das dort nur mit Erythrocyten gefüllte Blutgefässe — Leucocyten sind um diese Zeit nur in ganz vereinzelten Exemplaren in den Blutgefässen — einschliesst. Blutgefässe befinden sich auch in der Thymus selbst und zwar reichlicher im Gebiet der Marksubstanz. Das Wichtigste ist die Frage nach der Herkunft der kleinen, kleinkernigen Zellen. Ich bin in der angenehmen Lage, über eine eng geschlossene Serie sehr nahe bei einander liegender Stadien von Hyla zu verfügen, so dass die Frage mit aller Bestimmtheit beantwortet werden kann. Die kleinen Zellen sind loco durch vielfach wiederholte Teilung der Epithelzellen der Thymus entstanden. Von einer Einschleppung von Leucocyten durch Blutgefässe ist bei der grossen Armut der Blutgefässe an Leucocyten sicher keine Rede, ebensowenig wie sich nur die leiseste Spur einer Einwanderung der in der Vorniere vorhandenen Leucocyten in die epitheliale Thymus finden lässt. Die Umgebung der Thymus ist stets ein ganz lockeres, zellenarmes Mesenchym, in dem ein Herantreten einer nur irgendwie nennenswerten Menge von Leucocyten nicht verborgen bleiben könnte. Es wandern ebensowenig Leucocyten in die Thymus hinein, wie etwas von den kleinkernigen Zellen die Thymus verlässt, auch die von der Thymus wegführenden Blutgefässe enthalten keine solchen Zellen. Die Thymus von Hyla ist bis zu dem von mir verfolgten Stadium ein rein epitheliales Organ, seine kleinen Zellen sind keine Leucocyten, sondern Epithelzellen; die bei

den Leucocytenkernen so häufige Nierenform (Fig. 7c unten) ist bei den Thymuszellkernen zum mindesten eine sehr seltene. Vielleicht fehlt diesen die Nierenform ganz, ich habe sie wenigstens in einer Reihe von Stichproben niemals in der Thymus gefunden. Wenn die kleinen Thymuszellen keine von aussen eingewanderten Elemente sind, dann wird natürlich auch die beim Vergleich weit auseinander liegender Entwicklungsstadien (wie Fig. 7 und 12) möglich scheinende Deutung, dass die kleinen Zellen die grossen Epithelzellen auseinander gedrängt hätten, etwa in der Weise wie man es bei der Durchwanderung von Leucocyten durch geschichtetes Plattenepithel beobachtet, absolut unhaltbar. Das veränderte Bild der Figur 12 ist vielmehr so zu deuten, dass durch wiederholte mitotische Teilung die ursprünglich relativ grossen Epithelzellen sich in sehr kleine umgewandelt haben, dass diese Umwandlung vorzugsweise, aber keineswegs ausschliesslich nur in der Rinde erfolgt und dass im Mark viele, aber keineswegs alle ursprünglichen Epithelzellen zu grossen, typischen, mit einem deutlichen Kernkörperchen versehenen Epithelzellen herangewachsen sind.

Die Scheidung in Rinde und Mark ist bei der jungen Hyla-Thymus einzig allein bedingt durch die verschiedene Grösse der beide Substanzen konstituierenden Epithelzellen.

Damit schliesse ich meine Beschreibung der Hyla-Thymus. Der oben versprochene Nachweis, dass hier die ersten Leucocyten ohne jede Beteiligung der Thymus auftreten[1], der Beweis, dass die kleinen „lymphatischen" Zellen der Thymus keine von aussen eingedrungenen Elemente, sondern loco entstandene Epithelzellen sind, scheint mir damit erbracht.

Anhang. Die Rückbildung innerer Kiemen.

Zum Schlusse möge noch einer Bildung gedacht werden,

[1] Zu gleichen Resultaten ist auch Bryce (5) bei Lepidosiren gelangt, dessen Arbeit mir erst nach Abschluss dieses Kapitels zuhanden kam.

die zunächst insoferne ein gewisses Interesse beansprucht, als sie uns den Unterschied zwischen der Proliferation kleinzelliger epithelialer Brut, wie sie von seiten der Thymus erfolgt und der Einwanderung von Leucocyten in ein in Rückbildung begriffenes Organ ad oculos demonstriert; es handelt sich um die Rückbildung innerer Kiemen, die bei Hyla sehr frühzeitig einsetzt. Nach Maurer bildet sich bei Rana während der Metamorphose an den dorsalen Enden der äusseren Kiemenhöhle eine mächtige Zellwucherung. Dieselbe ist bei Hyla zur Zeit, da die vordere Extremität sich als ein kleiner mesenchymaler von Epithel überzogener Knopf darstellt, schon als ein zellenreicher Körper sichtbar, der auf Querschnitten in gleicher Höhe mit dem kaudalen Ende der knorpeligen Ohrkapsel gelegen ist (Fig. 15). Der Körper ist schwer zu analysieren, am Rande von weiten Blutgefässen durchzogen, zeigt er in seiner Mitte dicht gelagerte Kerne, von denen nur so viel gesagt werden kann, dass es keine Leucocytenkerne sind (Fig. 16). Eine Grenze zwischen Epithel und Mesenchym ist nur an minimalen Stellen scharf angedeutet, was offenbar seinen Grund darin hat, dass wir es mit einem höckerigen, von Epithel überkleideten Körper zu tun haben, dessen Oberfläche selten in grösserer Ausdehnung senkrecht in den Schnitt fällt. Wie er zu stande kommt, das lehren noch frühere Stadien, in denen von der ersten Anlage der vorderen Extremität gerade nur eine leise Andeutung zu sehen ist. Dort, bei ca. 8 mm langen Hylalarven sieht man schon Teile der Kiemen in voller Rückbildung begriffen (Fig. 17), Kerne in stark färbbare, kleinere und grössere Bröckel zerfallen, dazwischen Haufen eines gelben Pigments, die Grenzen zwischen Mesenchym und Epithel verwischt, aber noch keine Leucocyten, obwohl solche schon in der benachbarten Vorniere vorhanden sind; erst später dringen vom Rande des immer grösser werdenden Gebildes Leucocyten ein, zum geringen Teil schon in den Blutgefässen, zum weitaus grösseren Teil ausserhalb der Blutgefässe.

Wie Fig. 16 zeigt liegen die anderen Kerne viel dichter als in dem vorhergehenden Stadium. Welcher Art von Zellen sie angehören, ist hier nicht mehr zu unterscheiden, nur die der Oberfläche zunächst liegenden Kerne dokumentieren sich als dem Epithel angehörig. Wie verfehlt es wäre, aus solchen Bildern den Ursprung von Leucocyten aus dem Epithel herauslesen zu wollen, geht aus dem Studium früherer Stadien der Kiemenrückbildung klar hervor. Sie bieten uns gleichzeitig vielleicht die Möglichkeit, Bilder, wie z. B. die Figur 30 in Beards Abhandlung (4) richtig zu verstehen. Diese Figur ist für ein Stadium der Thymus-Entwicklung nicht recht zu begreifen. Sie erinnert in hohem Grade an die bekannten Bilder von durchwandernden Leucocyten und ich möchte die Frage aufwerfen, ob die gezeichneten Stellen und ähnliche überhaupt wirklich Thymusanlagen entsprechen, ob nicht Verwechslungen mit Kiemenresten vorliegen.

Die Entscheidung lässt sich natürlich nur an der Hand von Präparaten des gleichen Objektes treffen, über die ich leider nicht verfüge.

3. Zur Entwicklungsgeschichte und zum Bau der Thymus der Säugetiere.

Es giebt wohl keine Arbeit über den feineren Bau der Thymus, die nicht mit Ausdrücken wie „lymphoides", „adenoides" Gewebe, mit „lymphoiden Kernen" „Lymphzellen", „Leucocyten" operierte; in den älteren Abhandlungen stand die Genese der Thymus-Elemente noch mehr im Hintergrund, aber auch in den jüngsten Publikationen wird nirgends Anstand genommen, die kleinen Zellen, deren epitheliale Abstammung man soeben erwiesen hatte, Leucocyten oder Lymphocyten zu nennen. Sucht man nach dem Grund, so kann kein anderer gefunden werden, als die grosse Ähnlichkeit, man möchte fast sagen, die Über-

einstimmung zwischen den kleinen Thymuszellen und den kleinen Leucocyten („Lymphocyten"). Aber was will eine solche Ähnlichkeit bedeuten bei dem völligen Mangel an charakteristischen Eigentümlichkeiten? Kleine Kerne mit einem dünnen Protoplasmamantel, so dünn, dass man oft im unklaren darüber war, ob man nicht eigentlich statt von Zellen, von freien Kernen sprechen sollte[1]), das war alles, was vorlag, junge indifferente Elemente, die man auf Schnitten durch embryonale Organe auch anderswo findet. Man sehe sich z. B. nur einmal einen Randschnitt durch ein fetales Auge an, wo dicht gedrängt Kern an Kern liegt, wo ein Ungeübter leicht auf den Gedanken kommen könnte, eine „lymphoide" Bildung vor sich zu haben. Und doch ist es noch niemandem eingefallen, da von Leucocyten zu sprechen, weil die Verfolgung der weiteren Entwicklung eben jeden eines Besseren belehrte. Nur bei der Thymus, da war es etwas anderes. Statt die weitere Entwickelung der Thymus-Elemente auch in postfetalen Perioden zu verfolgen, begnügte man sich vielfach, die an Neugeborenen oder Kindern gemachten Befunde zur Grundlage für Bau und Bedeutung des Organs zu erheben, Befunde, deren kurzer Bestand eigentlich zur Vorsicht hätte mahnen müssen. Die nur sehr oberflächliche Ähnlichkeit der Thymus mit einer Lymphdrüse wirkte auf viele, die den Thymus-Bau zu enträtseln versuchten, derart, dass früher sowohl wie bis in die jüngste Zeit es nicht an Versuchen fehlte, auch

[1]) Auch an Schnitten glaubt man oft freie Kerne vor sich zu haben und da auch da und dort noch der wenn auch leise Versuch gemacht wird, die freien Kerne wieder in ihre alten Sitze einzuführen, so möge auf His verwiesen werden, der (15 [S. 348]) sagt: „Das Vorkommen von freien Kernen erscheint mir für den normalen Drüsensaft sehr problematisch. Untersuchen wir den Drüsensaft mit HO, so findet man allerdings die freien Kerne in weitaus überwiegender Menge; vermischt man aber statt dessen den Saft mit 5prozentiger Lösung von neutralem phosphorsauren Natron, so sieht man, dass die meisten der herumschwimmenden Körper nicht nackt, sondern von einer sehr zarten und enganliegenden Zellmembran umgeben sind."

die übrigen Attribute einer Lymphdrüse an der Thymus zu konstatieren.[1])

Ich glaube die Frage nicht zu fördern, wenn ich all diese Versuche hier aufzähle und kritisiere, es soll vielmehr in diesem Kapitel zunächst nur gezeigt werden, wie gross der Anteil des Epithels am Aufbau der Thymus ist.

Es ist zur Genüge festgestellt, dass auch die Säuger-Thymus in ihrer ersten Anlage ein rein epitheliales Gebilde ist. Die neueren Untersuchungen Hammars (13) lehren uns, dass beim Menschen die anfangs dicht gelagerten Epithelzellen der Thymus alsbald in lockrerem Gefüge erscheinen dadurch, dass sie Ausläufer zeigen, die mit ihren Nachbarn sich verbindend, ein Reticulum, vergleichbar dem Reticulum der Schmelzpulpa[2]) herstellen. Schon in diesem rein epithelialen Stadium sind intraparenchymatöse Blutgefässe vorhanden. Diese Thymus ist scharf gegen das umgebende Bindegewebe abgegrenzt. Durch die wiederholten Teilungen werden die Epithelzellen immer kleiner und zeigen so „mit ihren kleinen, rundlichen, oft recht stark tingiblen Kernen und ihrem spärlichen Protoplasma eine gewisse Ähnlichkeit mit Lymphocyten". Hammar, dem ich vorstehenden Satz entnommen habe, vermutet, dass gerade diese Zellen mehr als einmal als Lymphocyten gedeutet worden sind, vor welcher Verwechslung aber ihre verästelte Form schützen soll. Im weiteren Verlaufe (Ende des 2., Anfang des 3. Fetalmonates) kommt es zu einer Scheidung von Rinde und Mark „indem die zentralen Zellen grösser werden an Kern und Protoplasma, während „die Zellen der mehr peripheren Schichten ihren mehr gracilen Charakter und ein lockeres Gefüge bewahren." „Zwischen ihren kleinen Kernen treten um die gleiche Zeit Lymphocyten

1) Vergl. z. B. Prenant (27).

2) So klar wie das Netz der Schmelzpulpa habe ich das Reticulum der Thymus nie gefunden; es ist auch nicht bei allen Säugern gleich deutlich zu sehen, so dass man sich fragen möchte, ob eine Beschreibung der Thymus, die das Reticulum in den Vordergrund stellt, berechtigt ist.

auf." Diesen letzten Satz Hammars halte ich für unrichtig. Hier setzen meine eigenen Untersuchungen ein. Als Grundlage der folgenden Beschreibung diene zunächst eine Schnittserie durch die Thymus eines dreimonatlichen Menschenfetus.

Die Thymus ist schon gelappt, die Trennung in Mark und Rinde deutlich ausgesprochen. Das helle Mark nimmt nur die axiale Partie ein, ist ringsum von der Rindensubstanz eingeschlossen, die ihrerseits von einer zarten bindegewebigen Hülle, der Trägerin grösserer und kleinerer Blutgefässe umgeben ist (Fig. 18). Stärkere Vergrösserungen zeigen ein Bild, das übereinstimmt mit der Figur 2. Hammars: Sternförmige Zellen des Markes, das Reticulum bildend, sternförmige Zellen in minderer Zahl in der Rinde, und — in der Rinde in wesentlich grösseren Mengen — kleinkernige, eckige oder rundliche Zellen mit spärlichem Protoplasmasaum, die sogenannten Lymphocyten.

Mit welchem Rechte nennt Hammar diese Zellen Lymphocyten? Etwa weil die kleinen, aus der wiederholten Teilung der Thymusepithelzellen hervorgegangenen Elemente sich durch ihre Sternform von den der Fortsätze entbehrenden „Lymphocyten" unterscheiden? Hammer muss selbst zugeben, dass damit kein brauchbares Merkmal gegeben ist. „Wenn in einer späteren Zeit wirkliche Lymphocyten in der Thymus vorhanden sind, haben zwar die Reticulumzellen teilweise an Umfang zugenommen, ein anderer Teil aber hat die dunkelkernige und relativ protoplasmaarme Beschaffenheit bewahrt; diese Zellen sehen auch nun recht lymphocytenähnlich aus" (S. 64). Und trotz sorgfältiger weiterer Abwägung aller in Betracht kommenden Momente vermag Hammar nicht anzugeben, wie man die „lymphocytenähnlichen" Epithelzellen von den „wirklichen Lymphocyten" unterscheiden soll. Diese „wirklichen Lymphocyten" tauchen auf einmal in der Beschreibung auf, ohne dass wir etwas über das Woher dieser Elemente erfahren, an denen nichts charakteristisch ist, als der Mangel an charakteristischen

Merkmalen — und wie viele junge, indifferente Zellen zeigen den gleichen Mangel!

Hier handelt es sich um junge Zellen, die „Lymphocyten" zu taufen verfehlt ist, denn mit diesem Namen wird etwas präjudiziert, das erst bewiesen werden muss. Auf dem Wege mikroskopischer Analyse ist den Zellen nicht ohne weiteres beizukommen. So möge, nachdem die Frage ihrer Herkunft erörtert ist, ihre Lebensgeschichte den Aufschluss geben.

Die Frage, woher kommen die kleinen Zellen der Thymusrinde, ist von der überwiegenden Mehrzahl der neueren Thymusforscher dahin beantwortet worden, dass sie autochthon entstehen, meine oben mitgeteilten Untersuchungen über die Entwickelung der Froschthymus lassen mich gleichfalls für die autochthone Entwicklung eintreten. Die kleinen Zellen sind also Epithelzellen; sie „Thymuslymphocyten" zu nennen, liegt kein Grund vor. Es fragt sich nur, sind alle die kleinen Zellen der gleichen Herkunft, ist nicht eine, vielleicht sogar erhebliche Menge von Elementen in der Rinde vorhanden, die von aussen her in diese eingewandert sind. Diese Frage muss durch genaue Untersuchung des umgebenden Bindegewebes beantwortet werden. Es ist eine aus zarten Bindegewebsbündeln gebildete Hülle, deren zellige Elemente in überwiegender Anzahl spindelförmige, mit einem oblongen Kern ausgestattete Bindegewebszellen sind.

Aber man findet auch da und dort Zellen, die den von Saxer (30) beschriebenen primären Wanderzellen[1]), runde Zellen

[1]) Hammar bildet (Fig. 18) Gruppen primärer Wanderzellen in der Nähe der Thymus ab und bemerkt dazu, dass sie „dicht ausserhalb des das Organ umschliessenden etwas festeren Bindegewebes zahlreich versammelt" seien. Ich habe bei viermonatlichen Feten ganz die gleichen Gruppen gesehen und werde weiter unten noch einmal auf dieselben zurückkommen. Die Bezeichnung „dicht" könnte missverstanden werden, darum sei nochmals betont, dass diese Wanderzellen nicht dicht an der Thymusrinde liegen, sondern — und das zeigt auch Hammars angezogene Figur deutlich — weit von dieser entfernt, auf dem Bindegewebe liegen, das man als Bindegewebskapsel der


Fig 15
Caudales Ende der Ohrkapsel
Vorniere
Kiemenrest
Kiemenhohle
Darm
Darm
Bauchhohle
Fig 17
Epithel


Fig 18
Blutgefäß
R
M
Tangentialschnitt eines Lappchens
Rinde
Mark


Fig 19
Epithel
Epithel

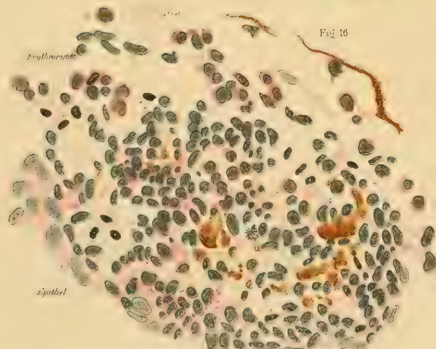

Fig 16
Erythrocyten
Epithel


Fig 20
Leukocyt
Mitose
Großkernige Epithelzellen


Fig 23
Erythrocyten
Haematoblasten


Fig 22
Bindegewebige Grenzmembran
Rindenepithel


Fig 21
Bindegewebige Grenzmembran

mit relativ sehr grossem runden Kern, gleichen, ferner rundliche Zellen mit nierenförmig gestaltetem oder polymorphem, mit zuweilen mehrfach scheinendem Kerne, die zweifellose, echte Leucocyten sind. Die Zahl dieser Elemente ist meist eine so geringe, ihre Lagerung in allernächster Nähe der Thymusrinde eine so seltene, dass selbst der grösste Anhänger der Einwanderungstheorie daraus keine Belege für eine Einwanderung konstruieren könnte, die das massenhafte Vorkommen der kleinen Zellen in der Thymusrinde befriedigend erklärten. Gerade diese Massen kleiner Zellen schliessen jede Annahme an eine Einwanderung von aussen her aus, denn man müsste dann doch irgendwo grössere Anhäufungen kleiner Zellen auch ausserhalb der Thymus, deren Rinde dicht anliegend, sehen. Keine Spur. Und wenn man sich etwa mit der Annahme behelfen wollte, dass einzelne primäre Wanderzellen in die Thymusrinde gelangten und da durch rapide wiederholte Teilung jene kleine Brut erzeugten, so würde die nächste Forderung der Nachweis kleiner Gruppen von Zellen — jede Gruppe wäre die Nachkommenschaft einer Wanderzelle — oder Gruppen von Mitosen sein und davon ist auch nichts zu sehen. Es mag noch besonders darauf hingewiesen werden, dass nierenförmig gestaltete oder gelappte Kerne in der Thymusrinde zu dieser Zeit völlig fehlten.

Wenn aber die kleinen Zellen der Thymusrinde nicht Abkömmlinge von aussen hereingewanderter Leucocyten sein können, dann bleibt uns keine andere Wahl, als sie als autochthone Elemente, Epithelzellenbrut, (für die Beteiligung von Bindegewebe in der Thymus fehlt jeder Anhaltspunkt) zu betrachten. Ich glaube diese, von so vielen Autoren jetzt vertretene Meinung deshalb noch einmal so begründen zu müssen, weil Hammar

Thymus bezeichnet — das aber durchaus nicht scharf von der weiteren bindegewebigen Umgebung abgegrenzt ist. Die Gruppen dürften zu einem in der Nähe der Thymus gelegenen kleinen Lymphknoten, der auf Thymuslängsschnitten leicht mit in die Schnittebene fällt, in Beziehung stehen.

in seiner Abwägung über die Herstammung der Thymuslymphocyten" (= die kleinen Thymusrindenzellen) zu keinem Resultat kommt, obwohl schon aus seiner Darstellung ein Votum zu gunsten ihrer autochthonen Entstehung abgegeben werden könnte. Für diese Entstehung aber liefert das Studium weiterer Entwickelungsstufen weitere Beweise. Untersuchen wir zu diesem Zweck die Thymus viermonatlicher Feten. Fig. 19 zeigt uns das Stück eines Längschnittes. Das Mark ist nicht mehr allseitig von Rindensubstanz umgeben, sondern stösst an diesem Schnitt an zwei Stellen direkt an die bindegewebige Kapsel (× Fig. 19). Man könnte schon aus diesem Verhalten vielleicht schliessen, dass da die früheren kleinen Rindenzellen unterdessen zu grösseren Elementen des Markes, deren epitheliale Natur ja nicht bestritten wird, herangewachsen seien, ich verzichte aber einstweilen auf diese Beweisführung, weil andere, schlagendere Belege sich erbringen lassen. Die Rindensubstanz besteht nämlich nicht mehr aus jener Fülle kleinzelliger Elemente, welche die relativ wenigen epithelialen Sternzellen fast verdecken, sondern sie hat stellenweise in ihrer äussersten Zone eine Umwandlung erfahren in Zellen, die wie typische Epithelzellen aussehen. Ich habe die Stellen in Figur 19 durch einen helleren Ton und die Bezeichnung „Epithel" markiert und in Figur 20 bei stärkerer Vergrösserung gezeichnet. Schon Prenant hat das gleiche bei 85 cm langen Schaf-Feten gesehen und die Zone „semblable à un épithélium stratifié" genannt[1]) (S. 129.) Auch Chiari (6) soll darauf hingewiesen haben und Hammar hat sie neuerdings erwähnt und ihre epitheliale Natur betont. Es besteht also stellenweise die Thymusrinde nicht mehr aus kleinzelligen, lymphocytenähnlichen Elementen, sondern aus deutlichen Epithelzellen und die natürlichste Deutung dieser beiden

[1]) Nach Prenant soll auch Schedel (33) die Zone abgebildet haben; die Abbildung ist aber bei so schwacher Vergrösserung und so schematisch gezeichnet, dass ich nicht im stande bin, da etwas herauszufinden.

Erscheinungen ist doch nur die, dass die kleinen Zellen jetzt zu typischen Epithelzellen herangewachsen sind. Was durch die einfache Betrachtung der kleinen Rindenzellen unerforschlich schien, ist durch das Studium ihrer weiteren Entwickelung aufgeklärt, die kleinen Rindenzellen, deren epitheliale Abkunft schon so überaus wahrscheinlich war, sind wirkliche Epithelzellen. Ich will gleich bei dieser Gelegenheit die weiteren Schicksale dieser Epithelschicht erörtern. Sie ist beim Menschen nicht von langem Bestande, denn schon bei 5 monatlichen Feten wird sie vielfach wieder durch kleine Zellen ersetzt, was wohl nur so zu verstehen ist, dass die grossen Epithelzellen sich geteilt haben — Prenant hat gerade in der äussersten Rindenzone Mitosen gefunden (S. 135). In der Thymus des neugeborenen Menschen vermisse ich hier eine differenzierte Epithelschicht, aber dass den kleinen Zellen noch die Fähigkeit innewohnt, zu typischen Epithelzellen heranzuwachsen, geht aus einem Befund der Thymus eines 21 jährigen Hingerichteten hervor, dessen Rindensubstanz an vielen Stellen eine aus deutlichen Epithelzellen bestehende peripherische Rindenzone zeigte (Fig. 21), die aus einer einfachen Lage, oft gut voneinander abgegrenzter kubischer Epithelzellen (Fig. 22) sich aufbaut. Ähnliches habe ich bei der weissen Maus beobachtet, die um die Zeit der Geburt ein solches „Rindenepithel" — so will ich es kurzweg nennen — aufweist, das aber bei 6 Tage alten Jungen wieder dichter erscheint und bei 14 tägigen Mäusen verschwunden ist. Auch bei 8 Tage alten Katzen sieht man Spuren dieses Epithels, beim Hunde lässt es sich nach Hammar (S. 28) weit ins postfetale Leben nachweisen;[1]) aus all dem geht wohl zur Ge-

1) Ob die Cylinderzellen („Randzone"), die Hammar in Fig. 19 bei einem 53 jährigen Manne abbildet, ohne weiteres als Rindenepithel bezeichnet werden dürfen, glaube ich verneinen zu müssen; die Anwesenheit eines Hassalschen Körperchens deutet schon darauf hin, dass hier Mark und keine Rinde vorliegt. Ich besitze von einem zweimonatlichen Kinde Thymuspräparate, an denen die Rinde völlig fehlt. Accidentelle Involution, auf die ich später noch einmal zurückkomme.

nüge hervor, dass hier eine weitverbreitete Erscheinung vorliegt, die auf das Deutlichste auf die epitheliale Natur der Rindensubstanz der Thymus hinweist. Kehren wir noch einmal zur Betrachtung der Thymus des 4monatlichen Fetus zurück, um die Frage, ob auch hier keine Einwanderung von Leucocyten stattfindet, zu berücksichtigen. Von einer auch nur irgendwie erheblichen Einwanderung ist auch hier keine Rede. Ich habe trotz wiederholten Suchens keine nierenförmigen, polymorphen oder mehrfachen Kerne in der Rindensubstanz gesehen, die um diese Zeit so vielen Leucocyten zu eigen ist. Ich habe zum Vergleiche von demselben Schnitte, von dem ein Stück Thymus in Figur 20 gezeichnet ist, bei gleicher Vergrösserung ein Stück des der Thymus anliegenden Lymphknotens, der mit durchschnitten worden war, abgebildet (Fig 23); der Unterschied zwischen Thymusgewebe und einem echten Lymph-Organ ist so in die Augen springend, dass mir eine weitere Hervorhebung desselben durch Beschreibung überflüssig erscheint.

Bald darauf, bei menschlichen Feten von ca $4^{1}/_{2}$ Monaten tritt eine Änderung ein, in dem da und dort in der Thymusrinde sichere Leucocyten sich nachweisen lassen: eosinophile Zellen, die in oder auch in der Nachbarschaft von Blutgefässen liegen (Fig. 24) und ebenso in der bindegewebigen Thymuskapsel gefunden werden. Schon von früheren Untersuchern Schaffer (31), Sultan (39), sind diese Elemente in der Rindensubstanz gsehen worden und sie mögen vielleicht der Meinung, die Rindensubstanz verdanke ihr Dasein eingewanderten Leucocyten, neue Stütze zugeführt haben. Mit dem Nachweis, dass die kleinen Zellen schon massenhaft in der Thymusrinde liegen, ehe auch nur Spuren eingewanderter Leucocyten nachweisbar sind, mit dem Nachweis, dass die Einwanderung viel später einsetzt, spärlich ist und bleibt, verliert die Stütze ihre Kraft. Spärlich ist die Zahl der eosinophilen Zellen, die indessen nicht die einzige, in die Thymusrinde einwandernde Leucocyten-Art

sein dürfte; ich finde hie und da Kerne von Nieren- und anderer Form (Fig. 24), die ich früher in der Thymusrinde nicht sah, die es wahrscheinlich machen, dass auch andere Leucocyten jetzt in die Rinde eingedrungen sind. Wenn man auch zufügen wollte, dass von den kleinen dunklen Kernen der Thymusrinde etwelche rundkernigen Leucocyten („Lymphocyten") angehören, — und das ist nicht unmöglich, denn draussen in der Bindegewebskapsel liegen auch solche Formen — so reicht das noch lange nicht hin, um eine Einwanderung von Massen von Leucocyten annehmen zu können; das die Thymusrinde umschliessende Bindegewebe enthält nur vereinzelte Leucocyten, ist an vielen Stellen geradezu arm an solchen und diese Eigenschaft bleibt auch später erhalten, ich habe bei Neugeborenen und noch später nicht grössere Mengen von Leucocyten in der Kapsel vorgefunden, es kann also der schon beim fünfmonatlichen Fötus gemachte Befund nicht so gedeutet werden, dass hier der Beginn einer in späteren Perioden reichlicheren Einwanderung von Leucocyten vorliege.

Endlich möge noch eine anomale Rindensubstanz eines Neugeborenen beschrieben werden, die sich von der gewöhnlich um diese Zeit bestehenden Struktur durch besondere Eigentümlichkeiten unterscheidet. Schon bei schwachen Vergrösserungen sieht die Rinde wie gefleckt aus (Fig. 25); die Flecken sind aber nicht Querschnitte von Blutgefässen, wie man das zuweilen an anderen Thymusschnitten sieht, sondern sind bedingt durch grosse blasige Zellen mit sehr chromatinarmen Kernen und einem Protoplasma, das eine verschiedene Menge tingibler Körner und unregelmässig zusammengeballter Krümmel enthält (Fig. 26), deutliche Zeichen bevorstehenden Unterganges. Ihre sehr grosse Ähnlichkeit mit Epithelzellen springt in die Augen; ich halte sie für abnorm grosse, dem Zerfall entgegengehende frühere „Reticulumzellen" der Rinde, die v. Ebner trotz ihrer grossen Ähnlichkeit mit den epithelialen Sternzellen des Markes für Bindegewebszellen

angesehen wissen will (7. S. 335). An ihrer epithelialen Natur dürfte nach dem bisher Auseinandergesetzten kein Zweifel mehr bestehen. Es wäre zu erwarten, dass die Anwesenheit dieser zu grunde gehenden und teilweise gewiss schon abgestorbenen Zellen das Eindringen grösserer Leucocytenmengen veranlasste. Zweifellos gehört eine Anzahl der hier vorhandenen kleinen Kerne wirklich Leucocyten an, vor allem dürften die in Figur 26 abgebildeten kleinen tiefdunklen Kerne Leucocytenkerne sein; eine gegen sonst vermehrte Ansammlung von Leucocyten in dem umgebenden Bindegewebe ist aber nicht nachzuweisen.

Fassen wir nunmehr die an der Rindensubstanz der Thymus gemachten Beobachtungen zusammen, so ergibt sich, dass das Gros der Rinde, die bei weitem überwiegende Mehrzahl ihrer Elemente, epithelialer Natur ist, denn

1. sind ihre Zellen Abkömmlinge des primitiven Thymusepithels.

2. können diese Zellen zu typischen Epithelzellen heranwachsen.

3. kann es in besonderen Fällen geschehen, dass Zellen über deren Natur man ebenfalls zweifelhaft war, („die Reticulumzellen“) sich zu klaren Epithelzellen umbilden.

Minder schwierig ist die Aufgabe, die epitheliale Natur des Thymus-Markes nachzuweisen. Darüber besteht im grossen und ganzen kein Zweifel, obwohl Einzelheiten noch der Korrektur bedürftig erscheinen. Dazu gehört zunächst die Entwicklungsgeschichte der Hassalschen Körperchen. Die noch vielfach vertretene Meinung, die Hassalschen Körperchen seien Reste des primitiven Thymusepithels, ist, genau genommen, nicht richtig, denn es gibt eine Zeit, in der diese Körperchen im Marke völlig fehlen. Im dritten ja selbst noch im vierten Fötalmonate sucht man vergeblich nach solchen Gebilden; erst gegen Ende des vierten oder zu Anfang des fünften Fötalmonats sieht man die ersten Hassalschen Körperchen, die anfangs noch

klein sind und erst im weiteren Verlaufe an Grösse — und zwar ganz gewaltig — zunehmen, während gleichzeitig immer noch neue Hassalsche Körperchen entstehen[1]).

Es handelt sich also hier nicht um Reste, sondern um weitere Differenzierungen, Hypertrophien von Zellgruppen der ursprünglichen epithelialen Thymusanlage. Hammar (13 S. 49), dessen Darstellung der Hassalschen Körperchen ich mich auch im übrigen anschliesse, hat hier ganz das Richtige getroffen. Auf die auch neuerdings wieder z. B. von Nusbaum und Machowski (26) und von Prymak (28) vertretene Meinung der Entstehung der Hassalschen Körperchen aus den Gefässwänden möchte ich nicht weiter eintreten. Bei Teleostiern und Amphibien liegen die Verhältnisse ganz anders; ich glaube, die genannten Autoren würden nicht zu solchen Schlüssen gekommen sein, wenn sie die Säugerthymus zu näherem Vergleiche herangezogen hätten. Die bei Teleostiern und Amphibien gefundenen Gebilde „Hassalsche Körper" zu nennen, ist gewiss verfehlt. Und ebensowenig wie die Hassalschen Körperchen sind auch die verschiedentlich in der Thymus gefundenen mit Cylinderepithel ausgekleideten Schläuche[2]) Reste (des Centralkanals der Thymus). Diese Schläuche scheinen sich vorzugsweise um die Zeit des dritten oder vierten Fetalmonats zu finden und gehören, obwohl sie nahe der äusseren Thymusoberfläche liegen, nicht der Rinde, sondern dem an jenen Stellen rindenfreien Marke an. Auch ich habe bei einem viermonatlichen Fetus Durchschnitte von Schläuchen gefunden, die sich bei Rekonstruktion der Serienschnitte als ein 0,06 mm langes, plumpes Säckchen mit Seitensprossen und Inselbildung ergaben, bei einer Gesamt-

1) Ich kann somit der Darstellung, dass die Bildung der Hassalschen Körperchen in der Weise vor sich gehe, dass von zusammenhängenden Epithelmassen durch einwuchernde Leucocyten einzelne kleine Gruppen abgedrängt und nur rein mechanisch in kugelige Haufen zusammengepresst werden, nicht beipflichten (vergl. v. Ebner (7 [S. 333]).

2) Vergl. Sultan (39) S. 559 und Schambacher (32) S. 17.

länge der (anderseitigen) Thymushälfte von 1,2 mm. Von einem Kanal kann also da nicht wohl die Rede sein. Dass es auch kein Rest von einem Kanal ist, geht daraus hervor, dass an jüngeren Stadien, wo man doch eher noch grössere Reste vermuten sollte, in der Regel keine Spur eines solchen gefunden wird. v. Ebner (7) hat vollkommen Recht, wenn er derartige seltene Bildungen als Produkte einer abnormen Entwickelung bezeichnet (S. 334), aber ich glaube nicht, dass es sich um eine ausnahmsweise erhaltene hohle Thymusanlage, sondern vielmehr um eine nachträgliche Umbildung des epithelialen Markes handelt, um eine weitere Differenzierung, die von der Ausbildung einzelner Zellgruppen zu einem „Flimmerkrater" (Hammar S. 55) bis zur Genese vollkommenerer Cysten führen kann, denn die hohle Thymusanlage wird doch sehr frühzeitig mehrschichtig, die Cysten aber enthalten ein hohes einschichtiges Epithel. Damit fällt auch die ganze Deutung Schambachers, der spätere, erst ganz allmählich durch Streckung und Umwandlung von Marksubstanz zu schmalen Strängen gewordene Partien der Thymus, den sogen. Markstrang[1]), der Hassalsche Körperchen einschliesst, mit dem primitiven Thymuskanal identifizierte und trotz der Warnung v. Ebners (S. 334) so einer Täuschung zum Opfer fiel. Der Markstrang hat absolut nichts mit einem Ausführungsgang der Thymus zu thun. Die Auffassung Schambachers, dass die Hassalschen Körper Inhaltsmassen des persistenten Teiles eines Thymuskanales seien[2]), ist mit der Thatsache, dass sie durch Anfügung neuer Zellen an ihrer Peripherie — und zwar ganz erheblich — wachsen, ganz unvereinbar. Die neuen peripherischen Zellen sind nicht von vornherein

[1]) Vergl. z. B. die Fig. 238 der 11. Auflage meines Lehrbuches, die den Durchschnitt der Thymus eines 1¾jährigen Kindes wiedergiebt.

[2]) Wenn die Hassalschen Körper auf die gleiche Weise entstünden wie die beim Hohlwerden der solid angelegten Tonsillenspalten auftretenden Hornkugeln (vergl. Nr. 36), würde die Annahme Schambachers eher diskussionsfähig sein.

als typische Epithelzellen vorhanden, sondern sie werden erst zu solchen, indem sie aus kleinen, indifferent scheinenden Zellen allmählich heranwachsen. (Vergl. Hammars Fig. 10, S. 50.)

Von besonderem Interesse ist die Frage, ob das Mark wirklich Leucocyten enthalte, eine Frage, die vielleicht nach dem bis jetzt Auseinandergesetzten dahin beantwortet werden möchte, dass auch die Mehrzahl der kleinen Elemente epithelialer Natur sein dürfte. Eine derartige Antwort wäre verfehlt, es stellt sich vielmehr bei genauerer Untersuchung heraus, dass die Zahl echter Leucocyten im Marke eine relativ grosse, eine ganz bedeutend grössere als in der Rinde ist und dass die Leucocyten von aussen in das Mark einwandern. Der ganze Prozess soll von Anfang an verfolgt werden. Solange das Mark rings von Rinde umschlossen ist, im dritten Fötalmonat (Fig. 18), enthält das Mark keine Leucocyten, denn sie müssten ja durch die Rinde in das Mark gelangen und es ist oben gezeigt worden, dass um diese Zeit Leucocyten auch nicht in die Rindensubstanz eindringen. Im vierten Monat aber liegt das Mark stellenweise von der Rinde unbedeckt, dicht unter dem Bindegewebe; an solchen, aber nicht an allen solchen Stellen findet eine Einwanderung statt. Mit Vorliebe scheinen diese Stellen in der Tiefe der die Läppchen trennenden Einschnitte sich zu befinden. Dort erblickt man Blutgefässe, Erythro- und viele Leucocyten enthaltend, man sieht langgestreckte Spalten, die wie Lymphgefässe aussehen, gefüllt mit primären Wanderzellen und Leucocyten, man sieht ausserhalb der Gefässe im Bindegewebe in aller nächster Nähe der Marksubstanz freie Leukocyten verschiedener Form (Fig. 27)[1]. Wie viele von ihnen schon in die Marksub-

[1] Diese Figur könnte vielleicht gegen meine S. 431 gemachten Angaben verwertet werden. Um einem solchen Missverstehen vorzubeugen, bemerke ich noch einmal ausdrücklich, dass es sich dort um die Beziehungen der Rinde zu Leucocyten handelt. Die Fig. 27 abgebildeten Leucocyten treten aber nicht in die Rinde, sondern ins Mark, sie liegen auch nicht dicht der Rinde an, sondern sind stets möglichst von dieser entfernt. Da aber die

stanz eingewandert sind, ist bei den wenig charakteristischen Merkmalen so vieler Elemente der Marksubstanz in diesem Stadium nicht mit Sicherheit zu sagen, dass aber eine Einwanderung und zwar eine nicht unerhebliche stattfindet, kann bei Untersuchung späterer Stadien nicht dem geringsten Zweifel unterliegen. Ehe ich aber zu deren Schilderung gehe, möge dem Marke viermonatlicher Feten noch einige Aufmerksamkeit gewidmet sein. Ausser den grösseren und kleineren, mit meist helleren Kernen ausgestatteten Zellen findet man solche, deren Kerne fragmentiert sind (Fig. 28). Häufig liegen die Fragmente so dicht beieinander, dass man im ersten Augenblick Mitosen vor sich zu haben vermeint, erst Anwendung stärkerer Objektive (Immersion) und der Befund einzelner klarer Bilder führt zu einer richtigen Auffassung. Es handelt sich um einen Zerfall der Kerne, um Rückbildungsvorgänge im epithelialen Mark, die schon in diesem frühen Stadium gar nicht selten — oft ist das ganze Gesichtsfeld mit solchen Bildern übersät — auftreten. Damit wird auch das Eindringen von Leucocyten in die Marksubstanz motiviert. Die Zerfallsprodukte sollen mit ihrer Hilfe beseitigt werden. Hassalsche Körperchen fehlten in diesem Stadium. Sie erscheinen erst bei 4 ½—5 Monate alten Föten und sind klein; ihre Anwesenheit scheint zunächst auf eine Leucocyten-Einwanderung keinen Einfluss zu haben, denn ich habe in verschiedenen Thymusdrüsen dieser Zeit geringere

Spalte zwischen zwei Läppchen oft nur eng ist, so kann dem Ungeübten die relative Nähe einzelner Leucocyten an der Rinde wohl verdächtig vorkommen. Schnitte, die den Spalt der Länge nach getroffen haben, geben die rechte Aufklärung, gerade der Grund der Spalte enthält die meisten freien Leucocyten. Schnitte, die aber schräg oder quer durch die Spalte gegangen sind, so dass sie nur die Rindensubstanz der die Spalte begrenzenden Läppchen getroffen haben, können dagegen sehr leicht irre führen. Ich möchte Nachuntersuchern der Thymus nicht empfehlen, mit solchen frühen Stadien zu beginnen; die Thymus des neugeborenen Menschen aber, die Thymus eines Schaffötus von 26 cm Schnauzenspitze—Schwanzwurzellänge zeigt das Vorhandensein der Einwanderung am Mark, das Fehlen einer solchen an der Rinde mit grösster Klarheit.

Mengen von Leucocyten am Marke gefunden, als in dem oben beschriebenen Fall, der sich aber durch eine viel grössere Anzahl fragmentierter Kerne auszeichnete. Die Schwankungen, welche die Thymus in ihrer ganzen Entwicklung zeigt, die zum Teil unter dem Einflusse der Ernährung, unter dem Einflusse krankhafter Prozesse zu stehen scheint, sind wohl auch für das wechselnde Auftreten von Rückbildungserscheinungen verantwortlich zu machen. In klarster Weise ist die Einwanderung an der Thymus des neugeborenen Menschen zu beobachten. Bei schwacher Vergrösserung schon ist leicht zu demonstrieren, dass die Umgebung der Rindensubstanz in der Regel äusserst arm, zuweilen sogar frei von Leucocyten ist, während an einzelnen Partien des Markes die Leucocyten in grossen Mengen liegen, gewöhnlich in der Umgebung kleiner Venen, durch deren Wandung ja auch bei der Entwicklung der Zungenbälge (36) die Leucocyten heraustreten (Fig. 25). Vielleicht ist das auch hier der Fall. Ob die hellen Spalten im Bindegewebe, in denen man zuweilen Gruppen oder Reihen von Leucocyten liegen sieht, Lymphgefässe sind, ist nicht mit Sicherheit zu entscheiden. Dagegen kann man grössere zartwandige Lymphgefässe, die mit Leucocyten der verschiedensten Formen gefüllt sind, neben den Durchschnitten grösserer Arterien wahrnehmen, die zwischen den Thymusläppchen, oft nahe dem Marke gelegen sind[1]). Bei starken Vergrösserungen erkennt man Leucocyten im Bindegewebe und solche die im Begriffe sind, durch die Grenzmembran in das Mark einzutreten (Fig. 29). Ob alle die kleinkernigen Zellen des Markes selbst wirkliche Leucocyten sind, das ist dieselbe, einstweilen durch einfache mikroskopische Betrachtung unlösbare Frage, die wir schon in der Rindensubstanz aufge-

1) Diese grösseren Lymphgefässe sind beim Menschen nicht gerade leicht zu sehen, dagegen bei Rindsföten von 16 cm (Schnauze—Schwanzwurzel-) Länge sehr deutlich. Dort habe ich auch feinere Seitenzweige bis zum Thymusmarke hinziehend gefunden. Ob diese in das Mark selbst eindringen, konnte ich nicht feststellen.

worfen hatten und die dort nur durch die Lebensgeschichte der Rindenelemente beantwortet werden konnte; hier im Marke ist, nachdem einmal die starke Einwanderung konstatiert ist, die differentielle Diagnose im Einzelfall nicht immer möglich und hier auch von minderer Bedeutung.

Diese Ergebnisse stehen also gewissermassen in direktem Gegensatze zu dem, was von den Vertretern der Pseudomorphose gelehrt wird. Die Rindensubstanz wird nicht durch eingewanderte Leucocyten gebildet, in sie gelangen verhältnismässig wenig Leucocyten, dagegen wandern viele Leucocyten in die Marksubstanz, deren im wesentlichen epithelialer Bau dadurch aber nicht verhüllt wird.

So ergiebt sich, dass der Anteil des Epithels am Aufbau der ganzen Thymus, auch derjenigen des Neugeborenen, ein grosser ist, ein so grosser ist, dass wir ohne den Thatsachen einen Zwang anzuthun, sagen können: die ganze Thymus ist ein epitheliales Organ. Die eingedrungenen Leucocyten haben für den Aufbau der Thymus keine Bedeutung.

Wenn diese Thesis in der präcisen Form auch neu ist, so fehlt es doch nicht in der Litteratur an Bemerkungen, die darauf hinweisen, wie nahe manche Autoren an die Erkenntnis der epithelialen Natur der ganzen Thymus hingekommen waren. So erwähnt Maurer (20), dass die aus den Kiemenepithelzellen hervorgegangenen Thymuselemente sich durch ihre kleineren, kugeligen Kerne sowie durch den Mangel an Zellgrenzen unterscheiden. Sie machen den Eindruck von lymphoiden Elementen (S. 160). Später aber zeigen sie ein Verhalten, das man „als Beginn eines Rückfalles in ihren epithelialen Charakter bezeichnen darf“ (S. 162). Es möge besonders betont werden, dass damit keineswegs etwa nur der Marksubstanz entsprechende Partien gemeint sein können. Die direkt auf der Membrana propria liegende breite Zone der Thymus, die nach Maurer bei der Forelle vollkommen epitheliales Verhalten zeigt, ent-

spricht zweifellos der oben bei Hyla (S. 423) und beim Menschen (S. 432) beschriebenen Epithelschicht der Thymusrinde. Aber gegen die Darstellung Maurers ist von verschiedenen Seiten Protest erhoben worden; zuerst von Beard (2), der sich gegen die von Maurer gewählte Bezeichnung „lymphoid aussehende Zellen der epithelialen Anlage" wendet und offenbar durch den unzweideutigen Namen „Lymphzelle" ersetzt haben möchte, dann von Nusbaum und Prymak (25), die, gleichfalls von der Umwandlung von Epithelzellen in echte Lymphzellen überzeugt, diese Rückmetamorphose in Epithelzellen für eine Hypothese Maurers erklären. Soweit man eine Sache beurteilen kann, ohne selbst Untersuchungen an dem gleichen Objekt angestellt zu haben, scheinen mir beide Oppositionen insofern berechtigt, als sie sich gegen die von Maurer gegebene Deutung wenden, dass ein grosser Teil der in der Teleostierthymus vorhandenen kleinen Zellen vom Bindegewebe her eingewanderte „echte Leukocyten" seien. Es ist nicht wahrscheinlich, dass die Teleostierthymus in ihrer Entwicklung sich so grundverschieden von den übrigen Vertebraten verhält. Und berechtigt sind die Zweifel dadurch, dass die Ausdrucksweise Maurers eine schwankende, unsichere ist — der schädigende Einfluss der damals herrschenden Lehre von der Pseudomorphose der Thymus (Ersatz der Epithelzellen durch einwandernde Leukocyten) ist unverkennbar — und dass die schematisch gehaltenen Abbildungen dem Leser keine Handhabe zur Bildung eines eigenen Urteiles gewähren. Aber Nusbaum und Prymak bleiben den Beweis, dass die aus den Epithelzellen hervorgegangenen „lymphoiden Elemente" sich nicht wieder in Epithelzellen verwandeln, schuldig, sie machen nicht einmal den Versuch, durch einen Vergleich verschiedener Stadien das Schicksal der tiefsten, auf der Membrana propria aufliegenden Thymusschichte, festzustellen. Aus ihrer Figur 4 scheint aber hervorzugehen, dass später diese tiefste Schicht wirklich aus deutlichen Epithelzellen

besteht. Mit dem sogen. Beweis, dass die Epithelzellen der Thymus echte Leucocyten liefern, ist Maurer noch nicht geschlagen[1]. Zwölf Jahre später berichtet Maurer über die Eidechsenthymus (23), und abermals findet sich die Angabe, dass zahlreiche Elemente des lymphadenoiden Gewebes der Thymus (damit sind die kleinen den Lymphzellen ähnlichen Epithelzellen gemeint) „in den epitheloiden Charakter" zurückfallen (S. 157). Dass auch diese Angabe keine grössere Beachtung gefunden hat, liegt im Mangel eines bestimmten Ausdrucks; da werden nicht nur die Bezeichnungen „epithelial", „epithelioid", „epithelogen" promiscue verwendet, es ist sogar die Rede davon, dass „die epithelogenen Elemente der Thymusanlage das adenoide Gewebe der Thymus bilden." Zu adenoidem Gewebe gehören bekanntlich nicht nur die kleinen rundlichen Zellen, sondern auch ein Gerüst: wie wenig Ähnlichkeit aber das Gerüst der Thymus mit jenem echten adenoiden Gewebes, mit jenem von wirklichen Lymphknoten zeigt, das soll gleich erörtert werden.

Es dürfte vielleicht scheinen, dass mit dem Nachweis, dass aus den Epithelzellen ein Gerüstwerk („Reticulum") hervorgehe, die Sache schon erledigt sei und Hammar nimmt in der That diesen Standpunkt ein (S. 60). Allein dem widersprechen die klaren Befunde und Abbildungen Watneys (42—44), deren

[1]) Wie sehr Nusbaum und Prymak unter der Herrschaft der Transformationslehre stehen, geht aus der (S. 18) angedeuteten und später von Prymak (28 [S. 164]) noch einmal aufgestellten Behauptung hervor, dass nie das Eindringen der lymphoiden Zellen aus dem umgebenden Bindegewebe in den Thymuskörper gesehen, im Gegenteil aber „besonders in den älteren Entwickelungsstadien, sehr massenhaftes Auswandern der Leucocyten aus dem Thymuskörper in das umgebende lockere Bindegewebe oftmals konstatiert" worden sei. Man kann an Tonsillen die Richtung der Durchwanderung bestimmen (vergl. Stöhr), denn dort findet man Leucocyten zuerst unter und dann im Epithel. Kann Prymak den gleichen Beweis antreten und ausschliessen, dass diese später „auswandernden" Leucocyten nicht am Ende doch durch die Involution herbeigeholte Einwanderer sind?

Richtigkeit ich bestätigen kann. Wer das Reticulum der Thymus untersucht, wird etwas enttäuscht sein über die Resultate, die nicht entfernt sich mit den Präparaten messen können, die man sonst leicht durch Schütteln fixierter Lymphknotenschnitte erhält. In der Regel sieht man nur kleine Fragmente, die aber doch deutlich erkennen lassen, dass Watney ganz im Rechte ist, wenn er (44 S. 1064) zwei Arten von netzförmigem Gewebe unterscheidet. Das eine, Watneys „Reticulum", besteht aus feinen, entweder auf lange Strecken ungeteilten Fasern oder aus solchen, die sich mit Nachbarn zu einem Netzwerk sehr ungleich grosser Maschen verbinden. Verdickte Knotenpunkte sind durchaus nicht die Regel und häufig findet man, dass die Maschen durch einfache Überkreuzung der oft eigentümlich starren Fasern vorgetäuscht werden. Vielfach sind die Maschen winzig klein, so dass — wie schon His bemerkt (15 S. 347) — kaum ein Lymphkörperchen darin Platz finden könnte. Man trifft dieses Netz hauptsächlich in der Rinde ausgespannt zwischen den isolierten Blutkapillaren. Die Abbildung, die Watney (44 Pl. 87 Fig. 25) von diesem Netz in der Kalbsthymus giebt, stimmt wohl mit dem überein, was ich beim neugeborenen Menschen gesehen habe, nur sind stellenweise noch viel engere Maschen da, als sie Watney zeichnet. Auch Zellen von ähnlicher Form, ebenso auslaufend in feinste Fortsätze, habe ich gesehen. Figur 25 und auch Figur 26 geben also den Typus dieses „Reticulum" der Thymus gut wieder und vergleichen wir diese Art mit jener von Lymphknoten, so wird man bei aller Ähnlichkeit doch feststellen können, dass das Thymusreticulum aus viel feineren und vor allem viel mehr gestreckten, langen Fasern besteht als jenes der Lymphknoten. Über die Natur des Thymusreticulum giebt die Färbung Aufschluss. Die von Hansen (14) angegebene Modifikation der van Giesonschen Pikrofuchsinfärbung verleiht auch den feinsten Bindegewebsfasern einen scharfroten Ton und rotgefärbt zeigen sich auf feinen Schnitten jene

starren Fasern. Auch die kapillaren Blutgefässe sind von feinen roten Linien flankiert, ich kann demnach die Bilder nur so deuten, dass es sich um ein feinstes, bindegewebiges Gerüst handelt, das mit den zarten, die Blutkapillaren umgebenden Bindegewebshüllen zusammenhängt; vermutlich ist das Gerüst aus jenen Hüllen hervorgegangen. Damit glaube ich die alte Angabe Watneys von der Anwesenheit eines bindegewebigen Reticulum in der Thymus wieder in ihre Rechte gesetzt zu haben. Es ist nicht ausgeschlossen, dass auch einzelne der platten Zellen bindegewebiger Natur sind, Elemente der Adventitia, die mit den Blutgefässen in die Thymus eingedrungen sind. Das Gros aber gehört Epithelzellen an, wie das oben nachgewiesen worden ist. Hier mögen die Bemerkungen von Ebners (7) über das Gerüstwerk der Thymus Platz finden: „Im allgemeinen bildet das Gerüstwerk der Marksubstanz ein Netz- oder Balkenwerk von ziemlich voluminösen, ästigen Zellen, deren Ausläufer untereinander zusammenhängen“ (S. 332). Und auf derselben Seite heisst es weiter: „An einzelnen Stellen sind die eingelagerten Zellen sehr spärlich und fehlen auch ganz; im letzteren Falle rücken dann die Gerüstzellen dicht aneinander und werden zu platten, polyedrischen Gebilden, dessen Anordnung einem geschichteten Epithel gleicht.“ v. Ebner hält in Rücksicht auf die epitheliale Anlage der Marksubstanz solche Partien denn auch für Epithel. „Schwieriger und nicht ohne weiteres zu bejahen ist die Frage, ob auch die sternförmigen Gerüstzellen epithelialer Natur sind“. „Doch ist der allmähliche Übergang solcher Epithelinseln in das Netzgerüst, dadurch, dass zwischen die Epithelzellen mehr und mehr Leucocyten sich einschieben einer solchen Auffassung günstig, obwohl andererseits die Anwesenheit von Blutgefässen, welche zweifellos mesodermalen Ursprungs sind, für die Beurteilung der Herkunft der Gerüstzellen zur Vorsicht mahnt, um so mehr, als in Begleitung der grösseren Blutgefässe nicht unbeträchtliche Züge


Fig 24
Blutgefäß
Nierenförm. Kern
Leuko cyt ?
Erythrocyt
Fig 26
Leukocytenkerne
Blutgefäß
Fig 27
Leukocyten
Rinde
Lymphgefäss
Mark
Fig 29
Mark
substanz
Arterie
Venen
Leuko cyten
Venen wand
Erythrocyten
Bindegewebige Grenzmembran
Leukocyten
Stück eines Hassalschen Körperchens
Leukocyten
Erythrocyten
Zerfallende Kerne
Fig 28

und Stränge von leimgebendem Bindegewebe in die Marksubstanz hinein gelangen".

Soweit wäre die Darstellung von Ebner's einer Auffassung eines epithelialen Gerüst- resp. Netzwerkes nicht ungünstig, allein bei der nun folgenden Beschreibung des Reticulum der Rindensubstanz neigt sich die Wagschale nach der anderen Seite. Auch in der Rindensubstanz kommen zahlreiche ästige Reticulumzellen mit Kernen, welche durch ihre Grösse und Chromatinarmut leicht von den Lymphocytenkernen zu unterscheiden sind, die sich zum Teil an die zahlreichen Blutkapillaren anlegen, welche Stellen an tangentialen Schnitten wie rundliche, lichte Räume in der sonst dichtzelligen Masse hervortreten. „Da eine Beziehung dieser Reticulumzellen zur ursprünglichen epithelialen Thymusanlage mit ziemlicher Sicherheit auszuschliessen ist, so müssen sie wohl, trotzdem sie den Sternzellen der Marksubstanz sehr ähnlich sind [1]) als Bindegewebszellen angesehen werden" (S. 335). v. Ebner hat die Frage mit wohlberechtigter Vorsicht behandelt, ähnliche Zellen kommen auch in echten lymphoiden Organen vor, und wir sind dort ausser stande, irgend welche genetische Beziehungen derselben zum Epithel aufzudecken [2]). Jetzt aber, nachdem über die epitheliale Natur der Thymusrinde kein Zweifel mehr besteht, würde auch das Votum von Ebners in anderem Sinne ausfallen, er würde gewiss beide, die „Sternzellen" der Marksubstanz und die „Reticulumzellen" der Rindensubstanz für Epithelzellen erklären.

So ergibt sich denn, dass das Gerüstwerk der Thymus, des Markes wie der Rinde, doppelter Art ist, dass es zum kleineren Teil aus Bindegewebe, zum grösseren Teil aus Epithelabkömmlingen besteht. Keines der beiden Arten gestattet einen direkten Vergleich mit dem Netzwerk der Lymphknoten.

---

1) Im Original nicht durchschossen gedruckt.

2) Vergl. Litt.-Verzeichn. Nr. 37 S. 38 u. ff.

Es erübrigt jetzt nur mehr noch die „Follikel" der Thymus einer kurzen Betrachtung zu unterziehen, um zu zeigen, dass auch diese Gebilde mit den in den Lymphknoten befindlichen Follikeln (= Sekundärknötchen) nicht übereinstimmen. Man begegnet nicht selten auf Thymus-Durchschnitten Stellen, die eine entfernte Ähnlichkeit mit einem Sekundärknötchen eines Lymphknotens besitzen; solche Stellen hat Watney (44) von einem dreimonatlichen Kalb (Fig 1) abgebildet, sogar ein Keimcentrum scheint da zu sein; das Bild wird aber nur bei einer bestimmten Schnittrichtung erzeugt; während das wahre Keimcentrum ein kugeliges, also bei jeder Schnittrichtung rund erscheinendes Gebilde ist, ist das helle Centrum — es ist eben die Marksubstanz der Thymus — auf anders gelegten Schnitten ein von der dunkleren Rindensubstanz mehr oder weniger, aber niemals allseitig umfasster Strang, der im Längsschnitt wohl keinem der Autoren den Gedanken an ein Follikelcentrum nahe gelegt hätte. Auf die histologische Differenz zwischen Marksubstanz der Thymus und dem Keimcentrum eines Sekundärknötchens eines Lymphknotens noch einmal einzugehen, scheint mir nach dem bisher Erörterten nicht mehr nötig. Sie ist so gross, dass sie allein hinreichte, um die Bezeichnung „Follikel" aus der Beschreibung der Thymus als eine ganz verfehlte und irreleitende zu verbannen.

Weder im ganzen noch in irgend einer Einzelheit ist der Vergleich der Thymus mit einem Lymphknoten möglich. Es sind absolut verschiedene Organe.

An der Hand der gemachten Beobachtungen und Schlüsse, an der Hand des von früheren Untersuchern der Thymus Festgestellten will ich nunmehr versuchen, die an der Thymus sich abspielenden Prozesse zu deuten. Die aus epithelialer Anlage hervorgegangene Thymus sondert sich in zwei Substanzen, indem die peripherischen Epithelzellen sich wiederholt teilend zu kleinen Epithelzellen werden — sie bilden die

Rindensubstanz, während die centralen Epithelzellen allmählich grösser werden und so die Marksubstanz bilden. Beide Substanzen werden von Blutgefässen durchwachsen. Die Vermehrung der Thymusepithelzellen vollzieht sich vorzugsweise in der Rinde; ich berufe mich hier auf Schedel (33), der Mitosen „fast ausschliesslich in der Peripherie" gefunden hat Damit erklärt sich auch die eigentümliche Anordnung der Blutgefässe in der Thymus, deren Rindensubstanz bekanntlich reich, deren Marksubstanz arm, stellenweise sogar frei von Kapillaren ist. Die Rindensubstanz ist die produktive Zone, die Marksubstanz dagegen die Wachstumszone und gleichzeitig das Gebiet weiterer Veränderungen, die auf die Bildung der Hassalschen Körperchen hinzielen. Es ist durch die Untersuchungen von Wallisch (41) festgestellt worden, dass eine schon vor der Geburt beginnende und auch nach der Geburt anhaltende Massenzunahme der Hassal'schen Körperchen besteht. So gross ist diese Zunahme, sowohl was Menge als Umfang der Körperchen betrifft, dass schon im 7. Fetalmonat die Summe ihres Volums fünfmal grösser ist, als das Volum der ganzen Thymus zu Beginn des 3. Fetalmonats. Wallisch zieht daraus nur den Schluss, dass die bedeutende Vermehrung dieser Gebilde für eine Funktion derselben spreche. Welcher Art diese Funktion ist, deutet freilich Wallisch nicht einmal an und ich vermag ebensowenig etwas darüber anzugeben, aber der Wert der Resultate Wallisch' liegt auf einer anderen Seite; die Zunahme der Hassal'schen Körperchen kann nach dem, was wir jetzt über ihre Entwicklung und ihre weiteren Schicksale wissen, nur so gedeutet werden, dass fortwährend im Marke Epithelzellen sich zu Hassalschen Körpern ausbilden; die ursprünglich im Marke vorhandenen Epithelzellen können unmöglich ausreichen, eine Vermehrung der Epithelzellen des Markes dürfte bei dem wenn auch nicht fehlenden, so doch geringen Vorkommen von Mitosen ebenfalls nicht genügen. Das

Material muss von der Rinde aus geliefert werden, dessen Epithelzellen an der Grenze zwischen Rinde und Mark fortwährend zu solchen des Markes sich umbilden; es ist zur Genüge bekannt, dass die Grenze zwischen Rinde und Mark keine scharfe ist, wir haben eben hier eine Übergangszone vor uns; man weiss, dass das Mark sich oft weit in die Peripherie, oft bis zum Bindegewebe hin erstreckt, die natürlichste Deutung scheint mir doch die, dass an solchen Stellen ein völliges Heranwachsen der Rindenelemente zu solchen des Markes stattgefunden hat, während die produktive Thätigkeit dort in den Hintergrund getreten resp. völlig zum Stillstand gekommen ist. Eine solche Auffassung wirft auch Licht auf die interessanten Befunde Hammars (13 S. 70), nach welchen bei Hunger und Krankheiten die Thymus eine Rarefizierung der „Lymphocyten" zeigen soll. Es ist eben nach meiner Lesart unter dem Einfluss schlechter Ernährung zu einem Stillstand der Produktion neuer Elemente in der Rinde gekommen — Hammar sagt selbst, dass die Mitosen dort spärlicher werden und bei mehrtägiger völliger Inanition völlig verschwinden. Manchmal hat schliesslich „der Lobulus selbst ein rein epitheliales Aussehen wieder gewonnen". Wer meine Auffassung acceptiert, wird das ganz natürlich finden.

Aber nur zum Teil finden die Befunde Hammars eine sofortige Erklärung. Es soll auch an solchen Hungertieren eine Überschwemmung des perivaskulären, interlobulären und subkapsulären Bindegewebes durch Lymphocyten anzutreffen sein. „Es handelt sich also bei der Rarefizierung der Lymphocyten in der Thymusrinde um eine verringerte bezw. aufgehobene Neubildung und um vermehrte Ausfuhr solcher Zellen". Das wäre ein Zustand, der natürlich nur äusserst kurze Zeit dauern könnte, denn wo nichts mehr gebildet wird, da hat es mit der Ausfuhr bald ein Ende: aber es ist auch merkmürdig, dass zu Zeiten, da in der Rinde eine rege Zellenneubildung stattfindet, von

einer Ausfuhr keine Rede ist. Hier handelt es sich offenbar um eine Verwechslung oder vielmehr um eine unrichtige Verknüpfung des Beobachteten. Die „Überschwemmung“ des Bindegewebes mit Leucocyten betrifft offenbar Stellen, an denen Leucocyten in das Mark eintreten, wie ich oben beschrieben und (Fig. 25 und 29) abgebildet habe. Es handelt sich also hier meiner Auffassung nach nicht um auswandernde, sondern um einwandernde Leucocyten. Auch die auf den ersten Blick frappierende Angabe Gullands (11), dass in der Umgebung der Thymus eines 23 tägigen Kaninchenfetus viele Leucocyten liegen, die also im Gegensatz zu den von Prenant u. a. gemachten Befunden zu stehen scheint, erklärt sich leicht, wenn man annimmt, dass diese Leucocytenmengen zum Marke Beziehung haben; ich habe einen leider histologisch nicht mehr tadellos erhaltenen Kaninchenfetus dieses Alters selbst untersucht und glaube, dass hier die gleichen Verhältnisse vorliegen, die ich oben am Marke menschlicher und anderer Feten beschrieben habe.

Mit der Bildung der Hassalschen Körperchen haben die Vorgänge in der Thymus noch nicht ihr Ende erreicht: schon sehr frühzeitig (4. Monat) gehen Epithelzellen zu grunde und auch an den Hassalschen Körpern setzen die bekannten Rückbildungserscheinungen ein. Diese beiden Prozesse motivieren das Eindringen von Leucocyten aus der bindegewebigen Umgebung der Thymus, das in Massen nur am Marke, nicht aber an der Rinde stattfindet. Die vermutlich aus den Blutgefässen stammenden Leucocyten gelangen vielleicht nicht alle ins Mark, sondern werden zum Teil wohl auch von den dicht am Marke gelegenen Lymphgefässen aufgenommen und abgeführt. Es ist nicht unmöglich, dass mit den grösseren, in das Mark eingedrungenen Blutgefässen auch Lymphgefässe hinein gelangt sind und dass diese auch dort etwelche in das Mark eingewanderte Leucocyten aufnehmen und abführen. Bewiesen

ist das bis jetzt noch nicht, aber ich glaube nicht, dass man, selbst wenn eine derartige Abfuhr von Leucocyten aus der Thymus festgestellt würde, daraus den Schluss ziehen dürfte, dass die Thymus ein Leucocyten produzierendes Organ sei.

Ich habe bis jetzt das Wachstum der Thymus als Ganzes ausser Acht gelassen. Im Laufe der Entwicklung wird aus dem plumpen, durch relativ dicke Massen von Marksubstanz mit einander verbundenen gelappten Körper der Thymus ein Gebilde, das aus einem schmalen, vielfach verästigten Markstrang besteht, dessen Endzweige grössere und kleinere, aus Mark und Rinde bestehende Läppchen tragen. Durch die am Markstrange fortwährend nagenden Reduktionsprozesse kommt es zu einer Zersprengung der Thymus, in einzelne völlig voneinander isolierte Abschnitte verschiedenster Grösse, die durch Fett, das im interlobulären Gewebe der Thymus entstanden ist, eingehüllt werden. Damit ist der längstbekannte Zustand der „Thymusreste“ des Erwachsenen gegeben.

Würzburg, den 19. November 1905.

Litteratur-Verzeichnis[1].

1. Afanassiew, Weitere Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Thymus und der Winterschlafdrüse der Säugetiere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 14. 1877.
2. Beard, The Development and probable Function of the Thymus. Anat. Anz. Bd. IX. Nr. 15. 1894.
3. — The true function of the thymus. Lancet. Jan. 21. 1899.
4. — The origin and histogenesis of the Thymus in Raja batis. Zool. Jahrb. Bd. 17. 1.—2. Heft. 1902.
5. Bryce, The histology of the Blood of the larva of Lepidosiren paradoxa. Part II Haematogenesis. Transactions of the royal society of Edinburgh. Vol. XLI. Part II. Nr. 19. Edinburgh 1905.
6. Chiari, Über Cystenbildung in der menschlichen Thymus. Zeitschr. f. Heilk. Bd. 15. 1894. (Cit. nach Hammar.)
7. v. Ebner, A. Koellikers Handbuch der Gewebelehre. 6. Aufl. Bd. III. 1899.
8. Emery, Études sur le développement et la morphologie du rein des poissons osseux. Arch. italiennes de Biologie. T. II. Turin 1882. (Cit. nach Ziegler.)
9. Felix, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Salmoniden. Anat. Heft 25/26. 1897.
10. Flemming, Schlussbemerkungen über die Zellvermehrung in den lymphoiden Drüsen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 24. 1885.
11. Gulland, The Development of Adenoid Tissue with special reference to the Tonsil and Thymus. Reports of the Royal College of Physicians of Edinburgh. 1891.
12. Götte, Entwicklungsgeschichte der Unke. 1875.

[1]) Dasselbe enthält nur die Titel der in vorstehender Abhandlung citierten Arbeiten.

Wer ein ausführlicheres Verzeichnis von wichtigen Thymusarbeiten sucht, findet passendes bei Hammar und bei Beard (4).

13. Hammar, Zur Histogenese und Involution der Thymusdrüse. Anat. Anz. Bd. XXVII. Nr. 1. 1905.
14. Hansen, Untersuchungen über die Gruppe der Bindesubstanzen. Anat. Hefte. Bd. 27. 1905.
15. His, Beiträge zur Kenntnis der zum Lymphsystem gehörigen Drüsen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 10. 1860.
16. — Anatomie menschlicher Embryonen. Leipzig 1880.
17. Koelliker, Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere. 2. Aufl. Leipzig 1879.
18. Kollmann, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen. Leipz. 1898.
19. Lewis, The Question of Sinusoids. Anat. Anz. Bd. XXV. Nr. 11. 1904.
20. Maurer, Schilddrüse und Thymus der Teleostier. Morphol. Jahrb. Bd. 11. 1886.
21. — Schilddrüse, Thymus und Kiemenreste der Amphibien. Morphol. Jahrb. Bd. 13. 1887.
22. — Die erste Anlage der Milz und das erste Auftreten von lymphatischen Zellen bei Amphibien. Morphol. Jahrb. Bd. XVI. 1890.
23. — Die Schilddrüse, Thymus und andere Schlundspaltenderivate bei der Eidechse. Morphol. Jahrb. Bd. 27. 1899.
24. — Die Entwicklung des Darmsystems in O. Hertwigs Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere. 1902.
25. Nusbaum und Prymak, Zur Entwicklungsgeschichte der lymphoiden Elemente der Thymus bei den Knochenfischen. Anat. Anz. Bd. 19. 1901.
26. Nusbaum und Machowski, Die Bildung der konzentr. Körperchen und die phagocytotischen Vorgänge bei der Involution der Amphibienthymus nebst einigen Bemerkungen über die Kiemenreste und Epithelkörper der Amphibien. Anat. Anz. Bd. 21. 1902.
27. Prenant, Contribution à l'étude du développement organique et histologique du Thymus, de la glande thyreoïde et de la glande carotidienne. „La Cellule" tome X. 1re fasc. 1893.
28. Prymak, Beiträge zur Kenntnis des feineren Baues und der Involution der Thymusdrüse bei den Teleostiern. Anat. Anz. Bd. XXI. 1902.
29. Renaut, Traité d'histologie pratique. Tome II 1. Paris 1897.
30. Saxer, Über die Entwicklung und den Bau der normalen Lymphdrüsen und die Entstehung der roten und weissen Blutkörperchen. Anat. Hefte Bd. VI. 1896.
31. Schaffer, Über den feineren Bau der Thymus und deren Beziehungen zur Blutbildung. Sitz.-Ber. d. kaiserl. Akad. d. Wiss. Wien. Mathem. naturw. Klasse. Bd. 102. Abt. III. Jahrg. 1893.
32. Schambacher, Über die Persistenz von Drüsenkanälen in der Thymus und ihre Beziehung zur Entstehung der Hassalschen Körperchen. Virchows Arch. Bd. 172. 1903.
33. Schedel, Zellvermehrung in der Thymusdrüse. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 24. 1885.

34. Schultze, Grundriss der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Säugetiere. Leipzig 1897.
35. Stieda, Untersuchungen über die Entwicklung der Glandula thymus etc. Leipzig 1881.
36 Stöhr, Die Entwicklung des adenoiden Gewebes, der Zungenbälge und der Mandeln des Menschen. Festschrift für Naegeli und Koelliker. Zürich 1891.
37. — Über die Entwicklung der Darmlymphknötchen etc. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 51. 1898.
38. — Über die Thymus. Sitz.-Ber. d. physik.-med. Gesellschaft zu Würzburg. 1905.
39. Sultan, Beitrag zur Involution der Thymus. Virchows Arch. Bd. 144. 1896.
40. Ver Eecke, Structure et modifications fonctionelles du thymus de la grenouille. Extrait du bulletin de l'académie royale de médecine de Belgique. 1899.
41. Wallisch, Zur Bedeutung der Hassalschen Körperchen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 63. 1904.
42. Watney, Note on the minute Anatomy of the Thymus. Proc. Roy. Soc. Vol. 27. 1878.
43. — Further Note on the minute Anatomy of the Thymus. Proc. Roy. Soc. Vol. 31. 1881.
44. — The minute anatomy of the Thymus. Philos. Transactions of the royal Society. Vol. 173. pt. III. 1882.
45. Ziegler, H. E., Entstehung des Blutes bei Knochenfischembryonen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 30. 1887.
46. — Über die embryonale Anlage des Blutes bei den Wirbeltieren. Verhandl. d. deutsch. Zool. Gesellsch. 1892.

Tafelerklärung.

Alle Bilder sind von mir vermittelst des Abbeschen Zeichenapparates nach Präparaten entworfen, die nach Fixierung mit 2% Formol (Fig. 18, 19, 20, 23, 27 und 28) oder mit Zenkers Flüssigkeit, (die übrigen) in meist 7,5 μ dicke Schnitte zerlegt und meist entweder mit Eosin-Hämatoxylin, oder nach van Gieson gefärbt worden sind.

Tafel 43/44.

Fig. 1. Querschnitthälfte des Kopfes einer 7,3 mm langen Hyla-Larve in der Ebene der ersten Thymusknospe. 100 mal vergr. Schnittdicke 7,5 μ.

Fig. 2. Diese Thymusknospe. 460 mal vergr.

Fig. 3. Querschnitthälfte des Kopfes der gleichen Larve in der Ebene der zweiten Thymusknospe. 100 mal vergr.

Fig. 4. Diese Thymusknospe. 460 mal vergr.

Fig. 5. Stück eines Querschnittes der gleichen Larve durch die Vorniere. 460 mal vergr.

Fig. 6. Grosse Wanderzellen, Bindegewebszelle und Leucocyt, die ersteren aus dem Mesenchym des Kopfes, letzterer aus der Vorniere einer 8 mm langen Hylalarve. 900 mal vergr.

Fig. 7. Aus einem dorso-ventralen Längsschnitt einer 8,6 mm langen Hylalarve. A. Thymus. B. Epithel der Mundhöhle. C. Leucocyten aus der Vorniere.

Alle drei Figuren 460 mal vergr.

Tafel 45/46.

Fig. 8. Aus einem dorso-ventralen Längsschnitt derselben Larve. Es ist die ganze Vorniere gezeichnet. 300 mal vergr. Text S. 417.

Fig. 9. Aus einem Querschnitt der Vorniere einer 7,6 mm langen Hylalarve. Nest von Leucocyten zwischen Cölomepithel und Gefässwand. 900 mal vergrössert.

Fig. 10. Aus einem dorso-ventralen Längsschnitt der Vorniere einer 7,8 mm langen Hylalarve. 900 mal vergr. Text S. 420.

Fig. 11. Aus einem dorso-ventralen Längsschnitt der Vorniere einer 9 mm langen Hylalarve. 900 mal vergr.

Fig. 12. Stück eines Querschnittes der Thymus einer ca. 18 mm langen Hylalarve. 460 mal vergr. Es ist etwa ein Fünftel des ganzen Querschnittes gezeichnet.

Fig. 13. Aus einem Querschnitt durch einen 61 Tage alten Forellenembryo. 600 mal vergr.

Fig. 14. Erythrocyten, aus einem Querschnitt eines 48 Tage alten Forellenembryo. 600 mal vergr.

Tafel 47/48.

Fig. 15. Hälfte eines Querschnittes durch eine ca. 13 mm lange Hylalarve. 40 mal vergr.

Fig. 16. Der in vorhergehender Figur sichtbare Kiemenrest bei stärkerer Vergrösserung. 600 mal vergrössert.

Fig. 17. Aus einem Querschnitt durch eine ca. 8 mm lange Hylalarve. Zerfallende innere Kieme. 600 mal vergr.

Fig. 18. Querschnitt durch die linke Thymus eines 3 monatlichen menschlichen Fötus. 60 mal vergr.

Fig. 19. Stück eines Längsschnittes der rechten Thymus eines 4 monatlichen menschlichen Fetus. 60 mal vergr. Text S. 432.

Fig. 20. Thymusrinde eines 4 monatlichen menschlichen Fetus. 900 mal vergrössert.

Fig. 21. Stück eines Schnittes durch die Thymusrinde eines 22 jährigen Hingerichteten. 900 mal vergr.

Fig. 22. Ebendaher. 900 mal vergr.

Fig. 23. Stück eines Lymphknotens eines 4 monatlichen menschlichen Fetus. 900 mal vergr.

Tafel 49/50.

Fig. 24. Stück eines Schnittes durch die Thymusrinde eines fünfmonatlichen Fetus. 900 mal vergr.

Fig. 25. Stück eines Schnittes durch die Thymus eines neugeborenen Menschen. 60 mal vergr.

Fig. 26. Ebendaher. 900 mal vergr.

Fig. 27. Stück eines Schnittes durch die Thymus eines 4 monatlichen menschlichen Fetus. 700 mal vergr.

Fig. 28. Stück eines Schnittes durch das Thymusmark eines 4 monatlichen menschlichen Fetus. 900 mal vergr.

Fig. 29. Stück eines Schnittes durch die Thymus eines neugeborenen Menschen. 900 mal vergr.

UNTERSUCHUNGEN

ÜBER DIE

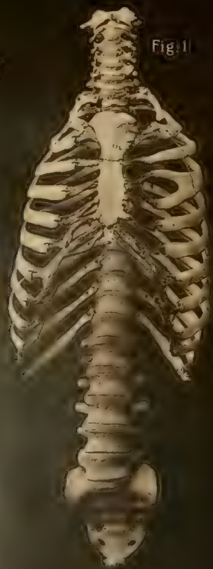
WIRBELSÄULE UND DEN BRUSTKORB DES MENSCHEN.

VON

ALFRED FISCHEL,
PRAG.

Mit 19 Abbildungen auf den Tafeln 51/60.

Inhalts-Übersicht.







Gravurdruck von F. F. Obernetter München

Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden.

I. Einleitung.

Die Thatsache, dass die einzelnen Abschnitte der Wirbelsäule in manchen Fällen aus einer von der Norm abweichenden Zahl von Wirbeln bestehen können und dass auch die Zahl der Rippen variieren kann, hat seit jeher das lebhafte Interesse der Anatomen erregt.

Über die Erklärung des Zustandekommens dieser Varietäten ist man freilich auch heute noch nicht einig. Verschiedene Erklärungsweisen sind versucht — und mit ihnen prinzipiell verschiedene Auffassungsarten phylo- und ontogenetischer Vorgänge entwickelt worden.

Jeder Erklärungsversuch der Varietäten birgt gleichzeitig die Stellungnahme zur Frage der Entstehung und gegenseitigen Beziehung der verschiedenen Arten der Wirbelsäule, der verschiedenen Lagerung der Nervenplexus in der Wirbeltierreihe in sich; prinzipiell wichtig sind diese Probleme an und für sich; ihr Lösungsversuch kennzeichnet gleichzeitig die Art, wie man, ganz allgemein, morphologische Umwandlungsprozesse auffasst.

Da die Zahl der Segmente einer Wirbelsäulenregion variieren kann, ohne dass dadurch die anderen Regionen beeinflusst werden, hat Ihering die Wirbelsäule als eine verschiedenartig wechselnde Association von Metameren aufgefasst; und zwar von Metameren, welche an den verschiedensten Stellen durch Ein- oder Ausschaltung von Segmenten (Inter- und Ex-

calation) Variierungen darbieten können. Zur Stütze seiner Anschauungen greift Ihering namentlich auf das Verhalten der Spinalnerven zurück.

Nur wenige Autoren, so Albrecht und Baur (welch letzterer die Intercalation von Wirbeln sogar durch eine Teilung der „Myotome“ zu stande kommen lässt) haben sich Ihering angeschlossen; im übrigen sind seine Anschauungen scharf bekämpft worden, besonders von Fürbringer, Rosenberg, Ruge, Davidoff; vergleichend anatomische Thatsachen allgemeiner Art, sowie das Verhalten der Nervenplexus und speciell des N. furcalis, teils von diesen Autoren, teils von Eisler und in jüngster Zeit von Bardeen, Ancel und Sencert näher studiert, lieferten das Material, das gegen Ihering ins Feld geführt wurde.

In ganz anderer Weise als Ihering hat Rosenberg die Bedeutung der Varietäten des Rumpfskeletes aufgefasst. Nach ihm ist die heutige Gestalt der Wirbelsäule und des Brustkorbes des Menschen ein Produkt von zwei während der Phylogenese wirksam gewesenen und auch heute noch wirkenden Umformungsprozessen, „die gleichzeitig und in gewissem Sinne auch gleichartig, aber dennoch in entgegengesetzter Richtung auf die Wirbelsäule einwirkten“ und „von denen der am kleineren, proximalen[1]) Abschnitte der Wirbelsäule wirksame distalwärts gerichtet ist, während der an dem grösseren, distalen Abschnitte der Gesamtwirbelsäule zum Ausdruck kommende proximalwärts fortschreitet“. Der (relativ) primitivste Teil der Wirbelsäule werde durch den mittleren Abschnitt der Brustwirbelsäule dargestellt, auf welchem die Wirkungsbezirke beider Umformungsprozesse noch voneinander geschieden sind. „Der distalwärts fortschreitende Umformungsprozess hat die Cervicalregion in die Erscheinung treten lassen und sein Wirkungsbezirk erstreckt

[1]) Die Ausdrücke proximal und distal sind hier im Sinne von kopf- und schwanzwärts gebraucht.

sich auch schon auf den achten Wirbel und dessen Rippen; . . der proximalwärts fortschreitende Umformungsprozess beherrscht alle distalwärts von der Dorsalregion liegenden Abschnitte der Wirbelsäule und innerhalb der Dorsalregion macht er sich an den Wirbeln selbst proximalwärts sehr deutlich bis zum 18. Wirbel kenntlich; er dehnt sich also auch auf die Rippen aus, die am Rippenbogen beteiligt sind, sowie auf den distalen Abschnitt des Sternum mit den ihm anhaftenden Rippen." Die Cervicalregion auf der einen, die Lumbarregion auf der anderen Seite streben also die ihnen benachbarten Brustwirbel sich zu assimilieren und damit auch die Rippenzahl zu verringern.

Während, nach Rosenberg, die Ahnenform der menschlichen Wirbelsäule distalwärts aus mehr Wirbeln als heute bestand und sowohl in der Cervical- wie in der Lumbalregion Rippen trug, wird die Zukunftsform der Wirbelsäule mehr Halswirbel besitzen und sie wird ferner eine geringere Anzahl von Rippen tragen als heute; durch die fortschreitende Aufwärtsbewegung des Beckengürtels am Rumpfe wird auch die Zahl der distalen Wirbel verringert werden; eine Verkürzung der Wirbelsäule muss jedoch, nach Rosenberg, hieraus nicht resultieren, da die Verringerung der Wirbelzahl wahrscheinlich mit einer Zunahme der Höhe der erhalten bleibenden Wirbel[1]) verknüpft sein wird.

In Konsequenz dieser Anschauung fasst Rosenberg alle Varietäten des menschlichen Rumpfskeletes, bei welchen sich mehr als die heute als „normal" geltende Zahl von Wirbeln und Rippen, also mehr als 24 präsacrale Wirbel und mehr als 12 Rippenpaare, vorfinden, als Rückschlagsformen auf früher bestandene Verhältnisse, als „regressive" Bildungen auf; die

[1]) Nach Tenchini gilt es ganz allgemein, dass die Höhe der Wirbelkörper mit der Verkürzung der betreffenden Wirbelsäulensegmente zunimmt, und umgekehrt („compensation volumetrique"); auch Papillaut spricht sich in ähnlichem Sinne aus.

entgegengesetzten Varietäten aber, also z. B. solche mit 23 präsacralen Wirbeln, gelten ihm als Anzeichen der „progressiven", auf die erwähnte Zukunftsform hinzielenden Umwandlung des Rumpfskeletes. Und Blanchard, ein Anhänger dieser Anschauungen, hat es direkt ausgesprochen, dass gegenwärtig ein Menschentypus im Entstehen begriffen sei, dessen Halswirbelsäule aus acht Wirbeln zusammengesetzt sein werde!

Die Stützen für seine Hypothese entnimmt Rosenberg teils der Ontogenese des menschlichen Rumpfskeletes, teils der vergleichenden Anatomie; aus der ersteren vor allem den von ihm behaupteten Umstand, dass sich bei jedem Embryo zunächst 25 präsacrale Wirbel vorfinden, welche Zahl erst durch eine Vorwärtswanderung der Hüftbeine der Regel nach auf 24 beschränkt werde; auch soll die Zahl der zur Anlage kommenden Rippen stets grösser sein als die bleibende. Aus der komparativen Anatomie entnimmt Rosenberg als Stütze für seine Anschauung vor allem die Thatsache, dass „niedere" Affen grössere, „höhere" Affen aber kleinere Wirbelzahlen besitzen. Indem nun Rosenberg diejenigen Wirbel, welche (bei den verschiedenen Tierarten) die gleiche Stellung in der Wirbelreihe haben, welche also gleich „numeriert" sind, als einander homolog, d. h. genetisch gleichwertig auffasst — mögen diese Wirbel nun hier Lenden-, dort Becken- oder Schwanzwirbel sein — gelangt er zu dem Schlusse, dass sich eine vollkommene Parallele zwischen der phylo- und ontogenetischen Entwickelung der Wirbelsäule aufstellen lasse: Wie während der Ontogenese ursprünglich präsacrale Wirbel durch die Vorwärtswanderung des Hüftbeines zu sacralen umgestaltet werden, so haben auch in der Phylogenese die hinteren Lendenwirbel der niederen Affen auf dem Wege zum Menschen „eine dreimalige[1]) Metamorphose durchgemacht und stellen sich, nachdem sie die sacrale Beschaffenheit aufge-

[1]) Aus thoracalen wurden sie zu lumbalen und hierauf zu sacralen Wirbeln umgewandelt.

geben, als Caudalwirbel in ihrer vierten Form dar“. So giebt also die Beckenwirbelsäule, phylo- und ontogenetisch, immerfort hintere Wirbel an die Schwanzwirbelsäule ab, deren Endglieder im weiteren Entwickelungsgange allmählich wieder verloren gehen. Verminderung der Wirbel- und damit auch der Rippenzahl charakterisiert den „höheren“ Zustand, die Zukunftsform des Rumpfskeletes; Vermehrung dieser Elemente repräsentiert einen „niederen“ Zustand, beim Menschen einen atavistischen Rückschlag.

Der Rosenbergschen Hypothese hat es nicht an Gegnern gefehlt. Welcker hat sich zunächst gegen die ihr zu Grunde liegende Annahme gekehrt, dass bei verschiedenen Wirbelsäulen diejenigen Wirbel, welche die gleiche Stellung in der Reihe haben, welche also gleich numeriert sind, einander auch genetisch gleichwertig sind. Eine Homologie der einzelnen Wirbel besteht nach ihm überhaupt nicht; ebensowenig lasse sich eine Vorwärtsverschiebung des Beckengürtels nachweisen, oder beweisen, dass ein Wirbel phylogenetisch mehrere Metamorphosen durchgemacht habe. Das Auftreten wechselnder Wirbelzahlen und die Verteilung derselben nach verschiedenen Typen sei funktionell zu erklären: Es ist „einfach das Postulat der verschiedenartigen Anpassungen, unter welchen die Tierformen in der langen Reihe der phylogenetischen Entwickelung sich gebildet haben. Das wechselnde Verhältnis, in welchem die Wirbelsäule an der Bildung der Leibeshöhlen sich beteiligt, sodann aber die Art und Weise der Locomotion der Tiere sind . . . die in erster Linie wirksamen Bedingungen für die verschiedenartige Entwickelung der Wirbelsäule.“ Infolge rein funktioneller Momente also gliedert sich die Wirbelsäule in verschiedener Weise, beteiligt sich eine grössere oder geringere Anzahl von Wirbeln an der Zusammensetzung ihrer verschiedenen Abschnitte. Nicht um Homologien handelt es sich, sondern um „eine nach Art einer Noniusteilung sich verbreitende Ausgleichung der

Charaktere". Diese Verteilung der Charaktere ist abhängig von der Lage des Os sacrum, die vor allem die Verwendungsart der Wirbelsäule bestimmt. Aus dieser Verteilungsart der Charaktere folgt auch die Abhängigkeit der einzelnen Regionen von einander: Jede an einer Stelle der Säule erfolgende Änderung klingt bis in entfernte Gebiete aus; mit einer im ganzen stattfindenden Verkürzung oder Verlängerung ist auch eine verhältnismässige Verkürzung oder Verlängerung fast aller Abschnitte der Wirbelsäule verbunden. — Von diesen Gesichtspunkten aus sollen sich alle Varietäten des Rumpfskeletes erklären lassen.

Bezog sich der Widerspruch Welkers in erster Linie gegen die vergleichend-anatomische Seite[1]) der Rosenbergschen Hypothese, so wurde von Holl auch die ontogenetische Seite derselben angefochten. Holl erklärt das Sacrum als „ein von den ersten Entwickelungsstadien an fertiges Gebilde, welches mit dem 25. oder 26. Wirbel der Reihe beginnt und vier weitere Wirbel folgen lässt". . . . „Von der ursprünglichen Anlage des Sacrum hängen die Varietäten in Betreff des Numerus der Wirbel des präsacralen Abschnittes der Wirbelsäule ab, von derselben die Stellung der Darmbeine, welche je nach dem mehr proximalwärts oder distalwärts verschoben sind." Hinsichtlich der Rippen erklärt Holl, dass die von Rosenberg sogenannte „rudimentäre Rippe" an Lendenwirbeln nichts anderes sei als eine Epiphysis transversa; er weist ferner auf den wichtigen Umstand hin, dass nicht bei jedem menschlichen Embryo ein 13. Rippenpaar angelegt werde; wenn es sich finde, so stelle es eben die Anlage einer auch beim Erwachsenen vorkommenden Anomalie dar.

Für seine sachlichen Angaben hat Holl übrigens in jüngster Zeit eine Stütze an Bardeen gefunden. Dieser findet nämlich,

[1]) Auch Keibel hat sich gegen eine strenge Homologisierung der gleich numerierten Wirbel im Sinne Rosenbergs ausgesprochen, und zwar mit Rücksicht auf die Phylo- und Ontogenese des Schwanzes.

in vollem Gegensatze zu Rosenberg, dass das zur Entwickelung des Os ilium bestimmte Gewebe („iliac blastema") ursprünglich, und zwar bis zur 5. Embryonalwoche, einem der späteren Lage des Os ilium gegenüber mehr nach vorne zu gelegenen Wirbelsäulenabschnitte benachbart sich vorfindet, indem es bis zum dritten Lendenwirbel reicht. In der 6. Woche vereinigt sich diese Anlage mit den Kreuzwirbeln und es tritt in ihr Knorpelbildung ein. Von diesem Zeitpunkte an lassen sich bereits die fünf Abschnitte der späteren Wirbelsäule deutlich unterscheiden und eine weitere Verschiebung tritt nicht mehr ein. Eventuelle Variationen müssen schon in diesem Stadium festgelegt sein und in der That konnte sie Bardeen auch nachweisen. — Er konnte ferner, was für die ganze Frage sehr wichtig ist, in Übereinstimmung mit Holl, zeigen, dass sich die 13. Rippe nicht immer und auch nicht häufiger bei Embryonen vorfindet als beim Erwachsenen. — Die Differenzierung der in ihrer ersten Anlage völlig gleichgeformten Wirbel ist, nach Bardeen, eine Folge von Nachbarschaftswirkungen; die Differenzierung in der Region hinter dem Brustkorb hängt hauptsächlich von der Stellung der hinteren Extremität ab.

Die Momente der Umformung der Wirbel und der hierdurch bedingten Verschiebung der Regionengrenzen der Wirbelsäule liegen, wie der Rosenbergschen Hypothese, so auch der von Paterson und Tschugunow, zu Grunde. Der erstere beschränkt aber die Umformbarkeit des Wirbels nur auf dessen costales Element und Rosenberg hat daher mit Recht geltend gemacht, „dass der Horizont dieser Betrachtungsweise zu eng ist", so dass viele der hier in Betracht kommenden Thatsachen vom Standpunkte dieser Auffassung aus gar nicht interpretierbar sind (1896, S. 344). Tschugunow wiederum nimmt an, dass die menschliche Wirbelsäule ursprünglich acht Hals-, 12 Brust- und je 5 Lenden-, Kreuz- und Steisswirbel besessen habe. Die Grenzen der Wirbelsäulenregionen sollen sich nun, nach ihm,

in Vergangenheit, Gegenwart und Zukunft in gleichem Tempo nach aufwärts verschieben, so dass die Anzahl der Segmente in jeder Region konstant bleibt und nur die Zahl der Halswirbel abnimmt, so dass sie, statt 8 in der Vergangenheit und 7 in der Gegenwart, in Zukunft nur noch 6 betragen werde; dann werde auch (ebenso wie jetzt der einst rippenfreie Wirbel 8) der Wirbel 7 freie Rippen tragen und der erste Brustwirbel sein.

Liegt dieser Anschauung die Annahme einer gleichsinnigen Verschiebung der Regionengrenzen der Wirbelsäule zu Grunde, so ist gerade diese Art der Verschiebung zu Gunsten der Rosenbergschen Hypothese ins Feld geführt worden.

Adolphi behauptet nämlich, dass die Lumbosacral-, die untere Brustgrenze, die Grenzen zwischen fluctuierenden und nicht fluctuierenden, zwischen sternalen und asternalen Rippen die „Tendenz" hätten, in der gleichen Richtung zu variieren: Liegt eine von ihnen dem Kopfe näher (oder ferner), so liegen auch die übrigen dem Kopfe näher (oder ferner); die auf diese Weise zu stande kommenden Varietäten sind aber gerade die von der Rosenbergschen Hypothese geforderten, den „progressiven" und „regressiven" Stadien entsprechenden Formen des Rumpfskeletes.

Allein gerade in dem Umstande, dass diese gleichsinnige Verschiebung der Grenzen nicht in allen Fällen nachweisbar ist, dass vielmehr auch an dem einen Ende derselben Wirbelsäule eine „progressive", an dem anderen eine „regressive" Entwickelungstendenz vorhanden sein kann, erblickt Dwight eine mit der Rosenbergschen Hypothese unvereinbare Thatsache.

Der theoretische Wert der Anschauungen Rosenbergs, die von der einen Seite als „bahnbrechend" (Fürbringer) bezeichnet wurden, ist demnach von der anderen teils negiert, teils wesentlich herabgemindert worden. Dieser Widerspruch ist, da es sich um eine phylogenetische Hypothese handelt, zum Teil prinzipieller Natur: Diejenigen, welche den Endzweck

morphologischer Untersuchungen in der Aufstellung von Stammbäumen erblicken, sind oft geneigt, ihre Anschauungen hinreichend begründet zu erblicken durch Thatsachen, welche kritischeren Naturen durchaus nicht als ein genügend beglaubigtes historisches Aktenmaterial erscheinen können.

So herrscht also keine Einigkeit darüber, ob das Rumpfskelet des Menschen in einer Umformung begriffen ist, die nur die naturgemässe Fortsetzung seines bisherigen Entwickelungsverlaufes darstellen würde, oder ob es eine stationäre Form erreicht hat.

Material für die Klarstellung dieser Frage zu liefern, ist der Zweck dieser Arbeit. Es soll dies nach zwei Richtungen hin geschehen: Einmal hinsichtlich der Häufigkeit der Variationen des Rumpfskeletes überhaupt und dann hinsichtlich der Besonderheit dieser Variationen; in letzterer Beziehung soll eine Reihe interessanter Varietäten des Rumpfskeletes geschildert[1]) und sodann die Bedeutung des ganzen Materiales für die angeregte Frage näher erörtert werden.

II. Die Häufigkeit des Auftretens von Varietäten des Rumpfskeletes.

Die Objekte, welche diesen Untersuchungen zu Grunde liegen, entstammen dem Leichenmateriale des anatomischen Instituts der deutschen Universität in Prag; ihrem anthropologischen Charakter nach gehören sie fast sämtlich der slavischen (tschechischen) Nation an, nur einige wenige entstammen anderen Volksstämmen (Zigeuner, Deutschböhmen). Die Untersuchung er-

[1]) Auf die in der Litteratur vorhandene Kasuistik gehe ich hierbei nicht ein; die betreffenden Objekte werden hier nur geschildert, weil und insoweit sich neue Thatsachen aus ihnen ergeben und insoferne sie für die allgemeine Bedeutung des Themas von Wert erscheinen. Eine Vergleichung mit anderen, ähnlichen Fällen würde zu weit führen, ohne neue Aufschlüsse zu vermitteln.

Schuljahr	Leichenzahl	A. Vermehrung der Wirbelzahl			B. Verminderung der Wirbelzahl		
		a) 13 Brustwirbel, 13 Rippen	b) 6 Lendenwirbel, 12 Rippen	c) 6 Kreuzwirbel	a) Nur 11 Brustwirbel	b) Nur 4 Lendenwirbel	c) Assimilation des 5. Lendenwirbels bei normaler Wirbelzahl
1900/1	106 (42 ♀ 64 ♂)	5 ♂ In je 1 Falle war bloss auf der rechten, bezw. linken Seite eine 13. Rippe vorhanden	1 ♀	1 ♀ (mindest. 3 Steisswirbel und kurze 13. Rippen)	—	2 ♂ 3 ♀ Ausserd. in einem Falle (♂): C_7 D_{12} L_5 S_4C_3	2 ♂ (einmal rechts, einmal links assimil.)
1901/2	114 (47 ♀ 67 ♂)	3 ♂ In einem Falle L_5 an das Kreuzbein assimiliert; in einem anderen Wirbelformel: $C_7 D_{13} L_4 S_6 C_3$. 1 ♀ (mit 8 sternalen Rippen)	—	—	—	2 ♀	1 ♀
1902/3	112 (50 ♂ 62 ♂)	4 ♂ 3 ♀ (einmal—♂—L_5 an das Kreuzbein assimiliert)	2 ♂ 2 ♀ (einmal—♂—L_6 an das Kreuzbein assimiliert)	—	1 ♀	1 ♀	2 ♂ (einmal rechts, einmal links assimiliert, in letzterem Falle sehr kurze 12. Rippen)
1903/4	95 (41 ♀ 54 ♂)	3 ♂ (einmal nur links 13 Ripp.) 3 ♀	3 ♂ (L_6 einmal links, einmal rechts an das Kreuzbein assimiliert)	—	—	1 ♀	1 ♀ (links)
1904/5	97 (38 ♀ 59 ♂)	1 ♂	1 ♂ L_6 rechts assimiliert, 1 ♀	1 ♂ 1 ♀	1 ♀	2 ♀ 1 ♂ (Halsrippen)	1 ♂ (beiders., sehr kurze 12. Rippen)
Gesamtzahl	524 (218 ♀ 306 ♂)	23 (7 ♀ 16 ♂)	10 (4 ♀ 6 ♂)	3 (2 ♀ 1 ♂)	2 ♀	12 (9 ♀ 3 ♂)	7 (2 ♀ 5 ♂)

C. Rippen-Varietäten							D. Sonstige Varietäten des Rumpfskeletes
a) Dreizehn Rippen (bei normaler Wirbelzahl)			b) Nur 11 Rippenpaare (bei norm. Wirbelz.)	c) Halsrippen	d) Rudimentäre erste Brustrippen	e) Sonstige Varietäten d. Rippen	
Beiderseits	Nur rechts	Nur links					
2 ♂	1 ♂ 1 ♀	3 ♂	—	—	1 ♂, links. Mus.-Präpar. Nr. 1589.	1 ♂: Rechte 2. Rippe mit der ersten durch einen (knöchernen(Fortsatz verbunden)	—
4 ♂ 1 ♀	2 ♀	1 ♂	—	1 ♀. Beiderseits Halsrippe. Mus.-Präp. Nr. 4672	1 ♂, beiderseits. Mus.-Präparat Nr. 4673	1 ♂: Sehr kurze 12. Rippen, die linke nur wenig beweglich)	1 ♀: 6. und 7. Halswirbel miteinander verwachsen. 1 ♀: 4. und 5. Lendenwirbel mit einander verwachsen.
1 ♂	2 ♀	1 ♂ 2 ♀	1 ♀	1 ♀. Mus.-Präp. Nr. 4682	1 ♀, rechts. Mus.-Präpar. Nr. 4681	1 ♂: Von der recht. 4 Rippe abgehender, in den 3. Intercostalraum reichender Bindegewebsstrang, der in einen, zum Sternum ziehenden Knorpelstreif übergeht. Mus.-Präp. 4673	1 ♂: 6. und 7. Halswirbel miteinander verwachsen.
2 ♂ 1 ♀	1 ♀	1 ♂ 1 ♀	—	1 ♀, rechtsseitig 1 ♂, rechtsseitig, Mus.-Präp. Nr. 4719	—	1 ♂: Rechte 2. Rippe mit der ersten durch einen Fortsatz articulator. verbunden	—
2 ♀	5 ♂	1 ♂	1 ♀ 1 ♂	1 ♂, nur links frei beweglich	—	1 ♀: Rechte 12. Rippe articuliert mit d. Querfortsatze des 1. Lendenwirbels	—
13 (4 ♀ 9 ♂)	12 (6 ♀ 6 ♂)	10 (3 ♀ 7 ♂)	3 (2 ♀ 1 ♂)	5 (3 ♀ 2 ♂)	3 (1 ♀ 2 ♂)	—	—

streckte sich, wie aus der beistehenden Tabelle erhellt, über 5 Jahre, und bezieht sich auf im ganzen 524 Leichen, von welchen 218 weiblichen, 306 männlichen Geschlechtes waren.

Was nun zunächst die Wirbelvermehrung betrifft, so kam sie in 36 Fällen (6.8%) vor. Davon waren in 33 Fällen, also in 6,2%[1]), 25 präsacrale Wirbel vorhanden. Diese Vermehrung der Zahl der präsacralen Wirbel bezieht sich viel häufiger auf die Brust, als auf die Lendenwirbelsäule. Denn, 13 Brustwirbel fanden sich in 23 (4,3%), 6 Lendenwirbel nur in 10 (1,9%) Fällen vor. Diese Ergebnisse stehen in Widerspruch mit den bisher bekannten, die Bardeen (1904) in einer Tabelle zusammengefasst hat. Danach soll eine Erhöhung der Zahl der Brustwirbel auf 13 in nur 1,2%, die der Lendenwirbel auf 6 aber in 3,1% vorkommen. Ein derartiges Verhältnis zwischen der Häufigkeit der Vermehrung der Brust- und der Lendenwirbel glaube ich bestimmt negieren zu dürfen. Das Material, auf welches sich meine Untersuchungen stützen, ist weit grösser als es den bisherigen Bearbeitern dieser Frage zur Verfügung stand. Ganz abgesehen hiervon aber haben die bisherigen Untersucher fast ausschliesslich nur Skelete, also bereits maceriertes Material geprüft: Diesen hat zweifellos oft die eventuell vorhanden gewesene, aber bei der Maceration verloren gegangene, weil fast stets nur sehr kleine 13. Rippe gefehlt; man zählte dann statt 13 Brustwirbeln sechs Lendenwirbel und erhielt naturgemäss ein anderes Prozentverhältnis als es bei meinen Untersuchungen sich herausstellte, bei welchen noch nicht macerierte Objekte geprüft wurden, wo also eine 13. Rippe nicht übersehen und demgemäss auch der überzählige Wirbel richtig als der 13.

1) C. Rabl, auf dessen Veranlassung hin seit vielen Jahren systematisch auf das Vorkommen von Wirbel- und Rippenvarietäten an unserem Leichenmateriale geachtet wurde, hat bereits über eine frühere Untersuchungsreihe berichtet. Danach fanden sich bei 640 Leichen in 25 Fällen 25 präsacrale Wirbel vor, also in 3,9%. Aus unserem Materiale, das zusammen 1164 Leichen umfasst, ergiebt sich daher ein gemeinsamer Prozentsatz von 4,9.

Brustwirbel bestimmt werden konnte. Dass diese Erklärung des Missverhältnisses zwischen meinen und den Untersuchungen Anderer richtig ist, wird bei Besprechung der Häufigkeit des Vorkommens einer 13. Rippe klar werden. Denn da zeigt es sich, dass — ganz im Sinne des obigen Erklärungsversuches — eine 13. Rippe von den bisherigen Untersuchern sehr viel seltener (am macerierten Materiale) gefunden wurde, als sie in Wirklichkeit vorkommt. Und zwar entspricht da der Gegensatz des Prozentverhältnisses zwischen meinen und den anderen Untersuchungsresultaten genau dem Gegensatze des Prozentverhältnisses zwischen überzähligen Brust- und Lendenwirbeln. Ich stehe daher nicht an, die früheren Untersuchungsresultate als ungenau zu bezeichnen und anzunehmen, dass (von eventuellen, bisher noch nicht ermittelten Rassenunterschieden abgesehen) Brust- und Lendenwirbelsäule hinsichtlich der Vermehrung ihrer Segmente in dem hier ermittelten Prozentverhältnisse variieren.

Ungleich seltener fand sich eine Verminderung der Wirbelzahl vor. Im ganzen wurden 14 Fälle — 2,6%[1]) — mit 23 präsacralen Wirbeln konstatiert. Davon waren zwei (0,3%) mit nur 11 Brust-, die übrigen 12 (also 2,2%) mit nur 4 Lendenwirbeln; die Verkürzung der Lendenwirbelsäule ist also viel häufiger als diejenige der Brustwirbelsäule.

Reihen wir diesen Fällen auch diejenigen mit Assimilation des 5. Lendenwirbels an, so lässt sich angeben, dass 7 solcher

1) Aus Rabls Material lässt sich ein Prozentverhältnis von 1,2 ableiten; Adolphi findet 3,6% (allerdings an einem nur kleinen Materiale — 83 Leichen). Bardeen dagegen berechnet in seiner Zusammenstellung ein solches von 4,7%. Diese Zahl ist sicherlich eine viel zu hohe. Sie erklärt sich daraus, dass Bardeens Zusammenstellung die Resultate von Autoren erhält, welche die Skeletsammlungen von Museen untersuchten. Da aber in solche Sammlungen naturgemäss mit besonderer Vorliebe Varietäten eingereiht werden, ergeben statistische Ermittelungen an ihnen ganz unnatürliche Verhältnisse. Zulässig ist für solche Zwecke nur eine ohne besondere Auswahl direkt an den Leichen ausgeführte Untersuchung, wie sie dieser Arbeit zugrunde liegt.

Fälle, also 1,3%, vorkamen, von welchen jedoch nur 2 die Assimilation beiderseits aufwiesen.

Eine Vermehrung der Rippenzahl auf 13 wurde in 35 Fällen (6,6%) beobachtet und zwar 13mal (2,4%) beiderseitig, in den übrigen Fällen nur einseitig; die Differenz zwischen der Zahl der Fälle mit nur rechts- und nur linksseitiger 13. Rippe ist so gering (12, 10), dass von einer Bevorzugung der einen oder anderen Seite in dieser Hinsicht nicht gesprochen werden kann.

Es wurde bereits erwähnt, dass sich aus der Zusammenstellung von Bardeen ein sehr viel kleinerer Prozentsatz — nur 0,7! — ergiebt. Dieser Prozentsatz ist sicherlich ein viel zu geringer[1]) und nur dadurch zu erklären, dass die — oft sehr kleinen — 13. Rippen entweder bei der Untersuchung an der Leiche übersehen wurden, oder bei der Maceration verloren gingen. Genauere Untersuchungen müssen einen höheren Prozentsatz ergeben. Rabl konnte an seinem Materiale 40 Fälle konstatieren, also fast genau den gleichen Prozentsatz — 6,2 — wie ich ermitteln. Nachdem somit an unserem gemeinsamen grossen Materiale von insgesamt 1164 Leichen ein übereinstimmendes Verhalten nachgewiesen werden konnte, darf wohl der ermittelte Prozentsatz (6) als der richtige bezeichnet werden.

1) Ein so erfahrener Anatom wie W. Gruber hat erklärt, dass überzählige Rippen bei jedem 3. oder 4. Individuum sich vorfinden! So häufig werden sich wohl überzählige Rippen kaum finden, vielleicht an russischem Materiale, das Gruber besonders gut kannte. Jedenfalls beweist diese Angabe Grubers, dass der hier ermittelte Prozentsatz kein zu hoher, der aus Bardeens Zusammenstellung resultierende dagegen sicher ein viel zu geringer ist. Aus den Angaben von Adolphi (1905, S. 47) lässt sich ein Gesamtprozentsatz von 8,4 (davon für Männer ein solcher von 10,4, für Weiber von 5,7) feststellen. Da sein Material ein ähnliches wie dasjenige Grubers ist, ist es von besonderem Interesse, dass es einen sogar noch höheren Prozentsatz ergiebt als das meinige; doch dürfte dieses Ergebnis eine Korrektur durch ausgedehntere Untersuchungen erfahren: Adolphi hat nur 83 Leichen zur Verfügung gehabt.

Verminderung der Rippenzahl auf 11 (bei normaler Wirbelzahl) fand sich in 3 Fällen vor: das ergibt einen Procentsatz von 0,5. Rabls Untersuchungsreihe ergab 0,3, Bardeens Zusammenstellung 0,9%. Jedenfalls ist also die Verminderung der Rippenzahl ungleich seltener als die Vermehrung und sie dürfte kaum jemals mehr als 1% betragen.

Das gleiche gilt von dem Vorkommen von Halsrippen; 5 Fälle (also 9,9%) wurden beobachtet.

Rudimentäre erste Rippen wurden dreimal (0,5%) konstatiert; sie sollen später näher beschrieben werden.

Hinsichtlich der Geschlechts-Differenz ergeben sich aus dem untersuchten Materiale interessante Ergebnisse. Die Gesamtzahl der Varietäten ist zwar bei beiden Geschlechtern nahezu gleich; bei Männern wurden im ganzen 63, bei Weibern 48, d. h. 2,05, beziehungsweise 2,1%[1]), Fälle nachgewiesen. Die Art der Varietäten verteilt sich aber auf die beiden Geschlechter in verschiedener Weise, wie dies aus der folgenden Zusammenstellung erhellt:

Es fanden sich

13 Brustwirbel	bei	Männern	in	16	Fällen	(5,2%);
6 Lendenwirbel	,,	,,	,,	6	,,	(1,9%);
13 Rippen	,,	,,	,,	22	,,	(7,1%);
11 Brustwirbel	,,	,,	,,		,,	—
4 Lendenwirbel	,,	,,	,,	3	,,	(0,9%);
11 Rippen	,,	,,	,,	1	,,	(0,3%);
13 Brustwirbel	,,	Weibern	,,	7	,,	(3,2%);
6 Lendenwirbel	,,	,,	,,	4	,,	(1,8%);
13 Rippen	,,	,,	,,	13	,,	(5,9%);
11 Brustwirbel	,,	,,	,,	2	,,	(0,9%);
4 Lendenwirbel	,,	,,	,,	9	,,	(4,1%);
11 Rippen	,,	,,	,,	2	,,	(0,9%);

[1]) Die Prozentzahlen sind selbstverständlich nicht aus der Gesamtzahl der Leichen, sondern aus der Zahl der männlichen bezw. weiblichen Leichen berechnet.

Die Prozentzahlen zeigen deutlich, dass sich bei Männern eine Vermehrung der präsacralen Wirbel- und der Rippenzahl häufiger vorfindet als bei Weibern, bei denen umgekehrt eine Verminderung der Wirbel und Rippen häufiger vorkommt; das gilt ganz besonders für den Lendenteil der Wirbelsäule, der bei Frauen viel häufiger als bei Männern aus nur vier Wirbeln zusammengesetzt ist.

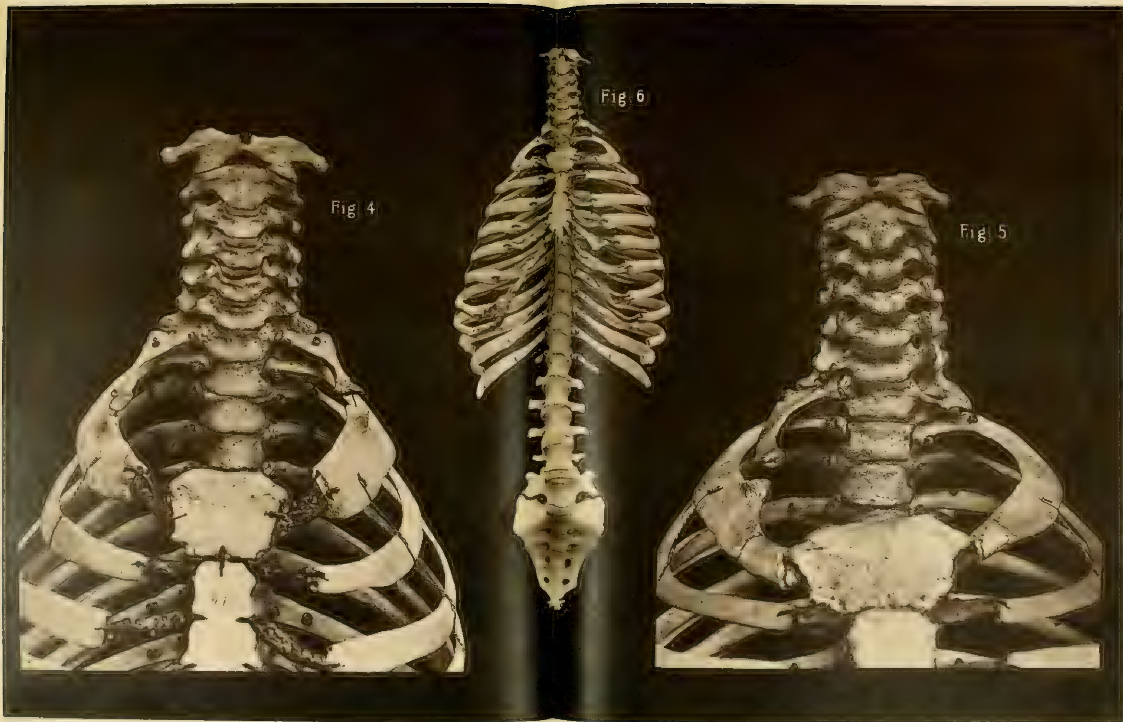
Bardeen hat auf einen geschlechtlichen — und gleichzeitig anthropologischen — Unterschied hingewiesen. Er fand nämlich, dass die Zahl der präsacralen Wirbel bei weissen Frauen weniger häufig[1]), bei Negerinnen dagegen häufiger variiert als bei den Männern. — Rabl schliesst, wie wir, aus seinem Materiale, dass die Vermehrung der Wirbel und Rippen bei Männern häufiger vorkomme, als bei Weibern.

Abgesehen von diesen geschlechtlichen Differenzen zeigt unsere Tabelle auch, dass eine Verringerung der Zahl der präsacralen Wirbel und der Rippen weit seltener als deren Vermehrung vorkommt: Die Gesamtzahl der Fälle von Vermehrung betrug an unserem Materiale 68 (12,9%), diejenige von Verminderung nur 17 (3,2%).

III. Varietäten des Rumpfskeletes.

Die nachfolgende Beschreibung von Varietäten erfolgt nicht allein aus dem Grunde, weil es sich um grosse Seltenheiten handelt, sondern auch deshalb, weil an ihnen zum Teil bisher nicht bekannte Verhältnisse dargestellt und ferner Umstände näher beschrieben werden sollen, die für die (späteren) theoretischen Erörterungen von Wichtigkeit sind.

[1]) Es steht das nicht im Einklange mit dem Resultate meiner Untersuchungen, nach welchen die Zahl der Varietäten (nicht die Art derselben) bei Männern und Frauen annähernd gleich ist. Rassenunterschiede mögen hier eine Rolle spielen.



Crayondruck von J. B. Obernetter, München.
Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden.

Die betreffenden Objekte entstammen nicht allein dem in der Tabelle 1 verwerteten Leichenmateriale; zum Teil wurden sie auch schon in früherer Zeit gewonnen. Sie sind sämtlich der Musealsammlung des Prager anatomischen Institutes eingereiht.

1. Halsrippen.

Was man als „Halsrippe" aufzufassen hat, darüber besteht keine einheitliche Auffassung. Stieda sieht sowohl eine freie vordere Spange, als auch einen abnorm verlängerten Halswirbel-Querfortsatz als Halsrippe („frei" und „festgewachsen") an; Rosenberg (1899, S. 41) und Adolphi (1905, S. 57, Anmerk.) dagegen fassen nur die freien Anhänge als Halsrippen auf, und der letztere erklärt festgewachsene „Rippenrudimente", die über den Querfortsatz herausragen, lediglich als „sehr geringe Abweichungen vom normalen Verhalten".

Auch die Auffassung des rippentragenden siebenten Halswirbels ist eine verschiedene. Holl erklärt ihn für einen Brustwirbel, Rosenberg dagegen will ihn weder als einen Hals-, noch als Brustwirbel anerkennen, sondern sieht in ihm — im Sinne seiner Theorie — eine Übergangsform, welche er durch die Bezeichnung „Dorsocervicalwirbel" charakterisiert wissen will.

Hier soll zunächst ohne jede theoretische Präsumption einfach von rippentragenden Halswirbeln gesprochen, und im Sinne Stiedas, zwischen „freien" und „festgewachsenen" Halsrippen unterschieden werden.

Das Präparat der Figur 1 stammt von einem 48 jährigen Manne. Wir sehen hier zwei ausgebildete freie Halsrippen. Die rechte hat ganz die Grösse und das Aussehen einer ersten Brustrippe; ihr Knochen ist 8, ihr Knorpel 1 cm lang[1]); die

[1]) Diese und die folgenden Masse werden entsprechend der Konkavität der Rippen abgenommen.

Rippe reicht bis an das Sternum heran, wobei ihr Knorpel mit dem der ersten Brustrippe verschmilzt. Auf der oberen Fläche lassen sich die sonst der ersten Brustrippe zukommenden Gebilde unterscheiden: Zwei Gefässfurchen, zwischen ihnen eine offenbar für den Ansatz des M. scalenus ant. bestimmt gewesene Rauhigkeit. Die linke Halsrippe ist viel weniger gut ausgebildet und nur 6 cm lang. Sie war durch einen fibrösen Strang mit einem Höcker am oberen Rande der ersten Rippe verbunden; ihre obere Fläche weist eine, jedenfalls für die Art. subclavia bestimmt gewesene tiefe Furche auf. Beide Halsrippen articulieren mit dem Körper und dem Querfortsatze des siebenten Halswirbels; mit dem ersteren durch Vermittelung eines eigenen mit einer Gelenkfläche versehenen seitlichen Höckers des Wirbelkörpers, dem das Capitulum costae anliegt; Querfortsatz und Tuberculum costae articulieren mit wohl ausgebildeten Gelenkflächen.

Von besonderem Interesse ist nun die eigenartige Umformung, welche die Halswirbel und Brustrippen aufweisen. Betrachtet man zunächst den sechsten Halswirbel (vergl. Fig. 1), der hier als der letzte Cervicalwirbel erscheint, genauer, so zeigt es sich, dass er ganz die Form eines siebenten Halswirbels besitzt: Die vordere Spange seines Querfortsatzes, die sonst am sechsten Halswirbel sehr gut entwickelt ist und deren mächtiges Tubercul anter. als Tubercul. carot. besonders bezeichnet wird, tritt als nur ganz unbedeutender Höcker vor: das Foram. transversar., das sehr häufig im siebenten Halswirbel kleiner als in den übrigen Halswirbeln ist, ist es an diesem sechsten Halswirbel besonders links, woraus wir schliessen dürfen, dass hier nur die Vena, nicht auch die Art. vertebralis passierte, ein Verhalten, das den siebenten Halswirbel charakterisiert; endlich besitzt der Dornfortsatz ganz das Aussehen eines Dornfortsatzes des siebenten Wirbels[1]). —

[1]) Die Dornfortsätze der übrigen Wirbel haben gespaltene Enden. Es ist wichtig, dies mitzuteilen, da ungespaltene Enden der Dornfortsätze als ein

Kennzeichnen somit den sechsten Wirbel die Charaktere eines siebenten, so besitzt der fünfte insofern den Charakter des normalen sechsten, als die vorderen Spangen seiner Querfortsätze in mächtige Tub. anter. auslaufen, die hier als die Tub. carot. imponieren. — Eine Mittelstellung nimmt der siebente Wirbel ein: Der Besitz von freien Rippen und von Gelenkflächen für dieselben, die eigenartige Form seines Querfortsatzes lassen ihn nicht als Halswirbel erscheinen; von den Brustwirbeln unterscheidet ihn der zur Articulation mit dem Capitulum der Halsrippe bestimmte Höcker seiner Seitenfläche und der von einem Dorsalwirbel verschiedene Dornfortsatz.

Das prinzipiell Wichtige unseres Falles ist, wie aus dem Gesagten erhellt, der Umstand, dass wir den siebenten Wirbel aus der Reihe der Halswirbel streichen können und trotzdem eine — allerdings nur aus sechs Segmenten bestehende — Halswirbelsäule von normaler innerer Konfiguration erhalten: Ihr sechster Wirbel entspricht einem normalen siebenten, ihr fünfter einem normalen sechsten. Der siebente Wirbel erscheint so den oberen sechs gegenüber als erster Brustwirbel, obzwar er es seiner Form nach nicht vollkommen ist. Diese Änderung der inneren Konfiguration der Halswirbelsäule ist demnach wohl auf die Einschiebung der Halsrippen zwischen Brust und Hals, oder richtiger: auf die durch die Halsrippen bedingten topographischen Veränderungen der Weichteile (Muskeln, Gefässe) zurückzuführen, durch welche in der Region des siebenten Cervialsegmentes Verhältnisse geschaffen wurden, die sonst dem ersten Thoracalsegmente entsprechen, welcher Umstand auch nach oben hin modifizierend eingewirkt hat.

Eine ganz analoge Umformung haben auch die Brustrippen erfahren. Auf der rechten Seite, wo die Halsrippe in Form und

primitives Merkmal, das sich noch bei einigen „niederen" Menschenrassen vorfindet, angesehen werden. Näheres hierüber bei Rosenberg (1899, S. 51).

Verlauf einer ersten Brustrippe entspricht, hat die dem ersten Brustwirbel aufsitzende, also erste Brustrippe ganz die Form einer zweiten Rippe, und auch die einer Ursprungszacke des M. serrat. ant. entsprechende Rauhigkeit der (normalen) zweiten Rippe; nur ihre Endigung am Brustbein entspricht der ersten Rippe, auch besitzt ihr Capitulum nur die einfache Gelenkfläche, da es lediglich mit dem ersten Brustwirbel articuliert. Die zweite Brustrippe hat die Form der (normalen) dritten, setzt sich aber wie eine normale zweite am Sternum an. Dagegen setzt sich die vierte Rippe etwas tiefer als normalerweise am Brustbein an, so dass an dessen Körper nur noch für die Knorpel der fünften und sechsten Rippe Platz bleibt, während die siebenten Rippenknorpel zum Seitenrande des Proc. xiph. ziehen.

Die Verhältnisse lassen sich also in der Weise auffassen. dass die Halsrippe die Rolle der ersten Brustrippe vertritt und demgemäss gewisse Modifikationen der eigentlichen Brustrippen — in caudaler Richtung — bestehen.

Ganz Ähnliches gilt von der linken Seite, wenn auch ihre Halsrippe weniger gut als die rechte ausgebildet ist. Die erste Brustrippe nimmt hier eine Mittelstellung zwischen erster und zweiter Rippe ein: Ihrer Gesamtform nach ähnelt sie einer zweiten Rippe; ihr Ansatz am Sternum, ein Tuberc. scaleni (mit Gefässfurchen vor und hinter ihm) geben ihr jedoch den Charakter einer ersten Rippe. Die zweite Rippe wiederum hat Länge und Form (nicht Sternalansatz) einer dritten Rippe, trägt aber die der zweiten Rippe zukommende Rauhigkeit für die Serratus-Zacke. Knochen und Knorpel der dritten Rippe sind gegabelt, vereinigen sich jedoch zu einem einheitlichen Knorpelende. — Das Verhalten der übrigen Rippen ist dasselbe wie auf der rechten Seite. — Sehr lang (13,5 cm) sind die elften, rudimentär dagegen die zwölften Rippen; die rechte nur 2, die linke nur 1 cm lang.

Im übrigen ist die Wirbelsäule normal[1]); nur erscheint der Proc. transvers. des fünften Lendenwirbels rechts etwas massiger als links.

Der rechte Seitenrand des Manubrium sterni ist etwas länger als der linke, offenbar aus dem Grunde, weil sich an ihm auch der Knorpel der rechten Halsrippe ansetzt. —

Im wesentlichen dieselben Veränderungen sind an dem in Figur 2 dargestellten Falle (von einem 15 jährigen Knaben) nachzuweisen, bei welchem sich rechterseits eine das Sternum erreichende, links eine mit der ersten Brustrippe verschmelzende Halsrippe vorfindet[2]). Die rechte hat ganz und gar Grösse und Form

[1]) Wo nicht besonders bemerkt, ist das auch sonst der Fall; dies gilt auch für die Art der Articulation der ersten Brustrippe an der Wirbelsäule und für die Zahl der Rippen.

[2]) Dieser Fall, der sich seit langem im Prager anatomischen Museum befindet, ist bereits von Rex beschrieben, aber ganz anders als hier aufgefasst worden. Wie die Figur zeigt, befindet sich hier links zwischen dem 2. und 3. Wirbel ein Wirbelrudiment; Rex deutet nun dieses Rudiment als 3. Halswirbel, die unter ihm befindlichen vier Wirbel als die vier unteren Halswirbel; folgerichtig fasst er dann den von mir als 7. Halswirbel angenommenen Wirbel als 1. Brustwirbel, seine Rippen nicht als Hals-, sondern als erste Brustrippen auf. Allein diese Deutung des Falles scheint mir ganz ungerechtfertigt zu sein. Von dem Wirbelrudiment — das uns später noch beschäftigen soll — zunächst abgesehen, lassen sich mit ihr die Verhältnisse der Rippen nicht vereinbaren. Die Articulation der Capitula der ersten Rippen erfolgt in einer Weise, wie dies nicht für die ersten Brust-, wohl aber für die Halswirbel charakteristisch ist und hier an zahlreichen Beispielen gezeigt wird; die zweite Rippe wiederum articuliert ganz nach Art der ersten Brustrippen; die dritte Rippe links lässt sich ferner keinesfalls als 3. Brustrippe auffassen, wohl aber als zweite — mit entsprechenden, durch das Vorhandensein einer Halsrippe, wie hier gezeigt wird, regelmässig bedingten Modifikationen, die in Wirklichkeit 12. Rippen muss Rex als 13. auffassen — diese besässen dann eine ganz ungewöhnliche, bisher (auch bei Vorhandensein von 14 Rippenpaaren) noch nie gesehene Länge (rechts 7,5, links 11 cm — bei einem 15 jähr. Knaben!); in noch höherem Grade gälte dies von den 11. Rippen, die Rex als zwölfte ansehen muss; endlich spricht auch die Art der Verbindung der Rippen mit dem Sternum gegen Rex' Auffassung; er muss annehmen, dass sich links 1. und 2. Rippe vereinigt an einer Stelle des Manubrium sterni ansetzen; in ganz asymmetrischer und abnormer Weise legen sich, nach ihm, die 3. und 4. Rippen an das Sternum an, das ausserdem jederseits 8 Rippen Ansatz bieten soll. — Fasst man dagegen, wofür auch noch alle anderen Um-

einer ersten Brustrippe, articuliert aber mit dem Körper des siebenten Halswirbels durch Vermittelung eines seitlichen Höckers des Wirbelkörpers. Dagegen besitzt die erste Brustrippe die Form einer zweiten, setzt sich aber am Sternum nach Art der ersten an; die zweite wiederum entspricht ihrer Form nach einer dritten. Die linke Halsrippe verschmilzt kurz unterhalb ihres Tuberculum mit der ersten Brustrippe[1]), deren Kopf und Hals rudimentär in Form einer einfachen Spange ausgebildet sind. Hals- und erste Brustrippe erscheinen hier infolge ihrer Verschmelzung gleich einer ersten Rippe und demgemäss lässt sich an den folgenden Rippen der sonst vorhandene Einfluss der Halsrippe nicht nachweisen. Dagegen ist er an der Halswirbelsäule deutlich kenntlich: Die vordere Spange des sechsten Halswirbels besitzt kein Tuberculum anterius, um so mächtiger aber ist es am fünften Wirbel ausgebildet; auch ist das Foramen transvers. am sechsten Wirbel kleiner als am fünften; hinsichtlich der Proc. spinosi lässt sich nichts sicheres angeben, da ihre Verknöcherung noch nicht abgeschlossen ist. Die Verhältnisse der Querfortsätze zeigen aber wiederum deutlich den gestaltenden Einfluss der Halsrippe. —

Interessant sind in diesem Falle auch die Ansatzverhältnisse der Rippen am Brustbein. Rechts vereinigen sich die

stände des Falles sprechen, die ersten Rippen als Halsrippen auf, dann lassen sich auch diese Verhältnisse teils mit den normalen, teils mit den bekannten abnormen sehr wohl vereinbaren: Die ersten Brustrippen setzen sich dann an nahezu normaler Stelle an; die zweiten an der (hier schief verlaufenden) Grenze zwischen Manubrium und Corpus sterni; alle folgenden Rippen aber setzen sich (von einer leichten Asymmetrie der Stellung der 3. Rippen abgesehen) in normaler Weise am Sternum an, das jederseits 7 Rippen Ansatz bietet. — Diese Umstände veranlassen mich, die ersten Rippen als Halsrippen aufzufassen. Die übrigen Verhältnisse des Falles stehen dann in völliger Übereinstimmung mit den hier vielfach begründeten Folgezuständen des Vorhandenseins solcher Rippen.

1) Auch dieses Verhalten spricht gegen die Auffassung von Rex, denn gerade zwischen einer Hals- und der ersten Brustrippe sind Verschmelzungen besonders häufig. Turner hat solche Fälle näher besprochen.

Knorpel der Hals- und der ersten Brust-, links die der ersten und zweiten Rippe; die zweite rechte Rippe setzt sich tiefer als die linke an, über ihr haftet am Sternum ein frei stehendes Knorpelstück. Die Grenze zwischen Manubrium und Corpus sterni verläuft schief von rechts unten nach links oben; das Corpus sterni besteht aus drei Knochenstücken.

Die rechten ersten und zweiten Rippen sind etwas länger als die linken, ein Verhalten, das durch den Einschub der sternalen Halsrippe verursacht wird.

Die geschilderte Umformung der Halswirbel und Rippen in diesen beiden Fällen ist eine, man kann wohl sagen: derart folgerichtige, dass sie den Gedanken nahe legt, es liege hier eine bei Halsrippen allgemein vorkommende Erscheinung vor, die der Prüfung wert ist.

Im Falle der Figur 3 trägt Wirbel 7 jederseits eine durch ihr Capitulum und Tuberculum mit ihm articulierende Rippe; die Articulation des Capitulum erfolgt wiederum unter Vermittelung eines seitlichen Höckers am Wirbelkörper. Die rechte Rippe ist besser als die linke ausgebildet und um 1 cm länger 7 cm); sie besitzt auf ihrer oberen Fläche zwei durch eine Rauhigkeit voneinander getrennte Gefässfurchen; die linke kürzere und erheblich schmälere Rippe trägt nur eine (venöse) Gefässfurche.

Auch in diesem Falle nun lassen sich dieselben Verhältnisse an Halswirbeln und Rippen nachweisen, wie bei dem vorigen Objekte: Wirbel 6 besitzt infolge seiner rudimentären Tubercula anter. und der kleinen Foram. transversum seines Querfortsatzes Charaktere eines siebenten Wirbels; sein Dornfortsatz freilich entspricht nicht dem der Vertebra prominens, immerhin ist sein Ende nicht in der einem sechsten Wirbel zumeist entsprechenden Weise gestaltet. Wirbel 5 wiederum spielt hier, seinen Tub. anter. nach, die Rolle eines sechsten Wirbels; es ist dabei sehr bemerkenswert, dass das Tub. ant. seines linken

Querfortsatzes besser entwickelt ist, als das des rechten, während das Grössen-Verhältnis der Tub. ant. des Wirbels 6 gerade das entgegengesetzte ist.

Was die Brustrippen anbelangt, so entspricht die erste rechte ihrer Form nach einer zweiten, deren Serratusrauhigkeit sie auch trägt. Die linke gleicht mehr einer ersten, besitzt aber eine ungewöhnlich grosse Tuberositas scaleni und am oberen Rande ihres sternalen Endstückes einen Fortsatz, zu dem ein fibröser Strang von der Halsrippe aus hinzog. — In diesem Falle zeigt also die erste Brustrippe jener Seite, auf welcher die grössere Halsrippe sich findet, die Umformung zu einer zweiten besser ausgeprägt als die der anderen Seite. — Im übrigen ist die Wirbelsäule normal. — Die zwölften Rippen sind ca. 9, bezw. (links) 9,5 cm lang. —

Eigenartig ist die Beziehung der Halsrippen zur ersten Brustrippe in dem durch Figur 4 dargestellten Objekte. Sie articulierten mit Knochenhöckern, die den oberen Rändern der ersten Rippe entspringen. Die sternale Hälfte dieser Brustrippen ist (von der Region dieses Höckers ab) breiter (besonders auf der linken Seite) als die vertebrale, so dass man den Eindruck erhält, als ob hier die sternale Hälfte der Halsrippen mit der Brustrippe verschmolzen wäre. — Eine derartige Verbreiterung der sternalen Hälfte der ersten Brustrippe findet sich überhaupt ausserordentlich häufig, wenn (freie) Halsrippen vorhanden sind. Auf diese Tatsache hat bereits Leboucq hingewiesen[1]). — Die rechte Halsrippe ist 5,5, die linke 4,5 cm lang; sie sind weniger gut als in den früheren Fällen ausgebildet, besitzen aber ein deutliches Tuberculum und Capitulum, welch letzteres in derselben Weise, wie früher geschildert, mit dem Wirbelkörper

[1]) „Ce qui frappe également et qui s'observe d'une manière assez régulière, quand il y a des côtes cervicales, c'est une élargissement notable de la première côte en avant."

articuliert. Über beide Rippen ging die Art. subclavia hinweg, doch ist ihre Furche nur auf der rechten Rippe gut ausgebildet.

Auch in diesem Falle lässt sich nachweisen, dass die Tub. anter. der Querfortsätze des sechsten und fünften Wirbels, dem Wesen, wenn auch vielleicht[1]) nicht dem Grade nach, ein dem früheren analoges Verhalten aufweisen. Der geringe Grad dieser Veränderung steht wohl in Beziehung zur geringeren Grösse der Halsrippen dieses Falles. — Das Gleiche gilt wohl von den ersten Brustrippen, die den früheren Fällen gegenüber eine geringgradige Modifikation aufweisen (abgesehen von dem speziellen Verhalten ihrer sternalen Hälften).

Der Dornfortsatz des Wirbels 6 endlich ist an seinem Ende nicht gegabelt und abgeglättet.

Deuten schon die bisherigen Fälle darauf hin, dass der Grad der durch das Vorhandensein einer Halsrippe gesetzten Modifikation der Halswirbel und der ersten Rippen zu der Grösse der Halsrippen in Beziehung steht, so wird dies durch weitere Beobachtungen bestätigt. An einem mir vorliegenden Objekte (Museal-Präp. Nr. 4308, von einem 29 jährigen Weibe) findet sich rechterseits eine 5 cm lange, frei endigende und eine 6 cm lange linke Halsrippe vor, welch letztere durch einen Knorpelstreif mit einem Höcker des oberen Randes der ersten Brustrippe in Verbindung stand. Hier sind wiederum die Tub. ant. des fünften Wirbels grösser als die des sechsten; von diesen letzteren nun ist das linke sehr viel kleiner als das rechte — gerade entgegengesetzt zur Grösse der Halsrippen. — Auch der Dornfortsatz des Wirbels 6 gleicht dem des siebenten Wirbels. — Die ersten Rippen dagegen sind von normalen sehr wenig verschieden; Unterschiede bestehen nur hinsichtlich der Ausbildung der Gefässfurchen und der Stellung der Flächen.

[1]) Das Objekt hat durch die Maceration etwas gelitten, so dass die Knochenenden zum Teil lädiert sind.

An einem anderen Präparate (Mus. No. 378) findet sich links eine 6, rechts eine nur 3 cm lange, rudimentäre Rippe am siebenten Halswirbel vor; die vorderen Spangen der Querfortsätze von Wirbel 6 sind schwach, die des Wirbels 5 dagegen sehr gut ausgebildet und mit kräftigen Tub. ant. versehen. Die erste Brustrippe der linken Seite — also der Seite der längeren Halsrippe — ähnelt in der früher erwähnten Weise der zweiten Rippe; diese setzt sich bemerkenswerterweise etwas tiefer am Sternum an als die gleiche Rippe rechts, so dass die Synchondrosis sternalis schief von links unten nach rechts oben verläuft und der Seitenrand des Manubrium sterni links um $^1/_2$ cm länger ist als rechts.

Besonders schlagende Beweise für den hier behaupteten Einfluss der Halsrippen auf Halswirbel und Brustrippen bilden jene Fälle, bei welchen die Halsrippe entweder überhaupt nur einseitig, oder aber auf der einen Seite als freies Gebilde vorhanden, auf der anderen festgewachsen ist.

Einen Fall der ersterwähnten Art stellt die Figur 5 dar, Hier findet sich rechterseits eine 5,5 cm lange Halsrippe, die mit dem siebenten Halswirbel in der von den früheren Fällen her bekannten Weise, mit der ersten Brustrippe dagegen durch Vermittelung eines von dem oberen Rande derselben ausgehenden knöchernen Fortsatzes articulierte. Linkerseits besitzt der Querfortsatz eine lange und verdickte hintere Spange, während die vordere sehr schmal ist und kein Tubercul. ant. trägt.

Der sechste Wirbel nun besitzt rechterseits kein Tuberc. anter. und die vordere Spange seines Querfortsatzes ist sehr schmal; dagegen ist das Tuberc. anter. des fünften Wirbels gross und tritt ungewöhnlich stark hervor. Gerade entgegengesetzt verhält sich die linke Körperseite: Das Tuberc. anter. tritt am sechsten Wirbel stark, am fünften weniger als auf der anderen Seite vor. Der Dornfortsatz des sechsten Wirbels ist an

seinem Ende ungespalten und geglättet. Auch die Dorne des dritten und vierten Wirbels sind ungespalten.

Rechterseits ist ferner die Oberfläche der ersten Rippe nicht ganz normal, da sich Art. und Vena subclavia, die schon über die Halsrippe hinweggingen, etwas anders als sonst der Rippe auflegten. — Acht Rippen treten in diesem Falle an das Sternum heran. — Ausserdem erscheint der rechte Querfortsatz des 5. Lendenwirbels massiger als der linke.

Gerade umgekehrt liegen die Verhältnisse im Falle der Figur 6. Hier findet sich die Halsrippe linkerseits, sie ist 4—5 cm lang rudimentär ausgebildet, mit einer tiefen (arteriellen) Gefässfurche versehen und articuliert in der schon bekannten Weise mit dem 7. Wirbelkörper. Der rechte Querfortsatz zeigt ein Verhalten, wie es bereits Leboucq beschrieben und seiner Bedeutung nach näher erörtert hat: Er besitzt zwei Löcher[1]), eines, dem Foramen transvers. entsprechend, zwischen vorderer und hinterer Spange, und ein zweites, sehr schmales, zwischen der (sehr dünnen) vorderen Spange und einem vom Wirbelkörper zum Querfortsatze ziehenden, mit beiden verwachsenen, Knochenstücke, das ein Rippenrudiment darstellt. Im übrigen ist der Querfortsatz etwas dicker und länger als ein normaler. Während nun die vorderen Spangen des sechsten Wirbels mit kleinen Höckern enden, besitzen die des fünften mächtige Tuberc. anter. und ganz besonders stark tritt jenes der linken Seite hervor. Auch der Dornfortsatz des Wirbels zeigt durch die Art seines Endes eine Annäherung an die Form desjenigen des 7. Wirbels — Bei der rudimentären Ausbildung der Halsrippe sind Veränderungen der ersten Brustrippe nicht zu erwarten und auch nicht nachzuweisen.

Das kurze Sternum bietet nur 6 Rippenknorpeln Ansatz.

Der fünfte Lendenwirbel zeigt Assimilierung an das Kreuzbein.

1) In der Figur nicht sichtbar.

Ähnlich liegen die Verhältnisse bei einem anderen Präparate (Nr. 2848, von einem 36jährigen Weibe). Hier befindet sich links eine 4 cm lange Halsrippe. Die Tuberc. ant. des fünften Wirbels sind viel mächtiger als die des sechsten, und das linke ist grösser als das rechte. Das Ende des sechsten Dornes ist einfach und glatt. — Die Wirbelsäule besitzt nur 4 Lendenwirbel und der Querfortsatz des vierten ist links massiger als rechts.

In einem anderen Falle (Nr. 2453, 35jähr. Weib) trägt der 7. Halswirbel linkerseits eine sehr gut entwickelte Rippe, die aber nur 4 cm lang ist, dann mit der ersten Brustrippe verschmilzt. Da die erste Brustrippe von dieser Verschmelzungsstelle an sehr breit ist, so enthält sie wohl von hier ab die sternale Hälfte der Halsrippe. Wie sich die Verhältnisse auf der rechten Seite gestalteten, lässt sich leider nicht sicher angeben, da der Wirbel hier lädiert ist. Die Querfortsätze des sechsten Wirbels besitzen nun sehr kleine Tubercula anter., umso grössere aber die des Wirbels 5. Mit Rücksicht darauf, dass auf der rechten Seite das Tub. anter. des sechsten Wirbels kleiner, das des fünften aber grösser ist als links, lässt sich — den früher geschilderten Befunden entsprechend — vermuten, dass der siebente Wirbel auch rechterseits eine Halsrippe trug, die wahrscheinlich frei und grösser war als die linke. — Das ungespaltene Ende des Dornes des 6. Wirbels ist abgeglättet. — Der linke Querfortsatz des 5. Lendenwirbels erscheint massiger als der rechte.

Einleitend wurde erwähnt, dass die Definition einer Halsrippe von verschiedenen Autoren verschieden angegeben wird. Diejenige Stiedas erfreut sich wohl der grösseren Anerkennung. Und das mit Recht. Denn es lässt sich, wie im nachfolgenden gezeigt wird, nachweisen, dass auch beim Vorhandensein eines abnorm verlängerten Querfortsatzes des siebenten Wirbels im Principe die gleichen Verhältnisse an den nächsthöheren Hals-

wirbeln bestehen, wie bei einer freien Halsrippe; nur ihr Ausbildungsgrad kann — analog den früheren Fällen — eventuell geringer sein.

Als Beispiel hierfür diene die Figur 7. Der siebente Halswirbel besitzt in diesem Falle beiderseits lange, in ihrem hinteren Anteile verdickte Querfortsätze, das Foram. transvers. ist sehr gross, die Spange vor ihm schmal; der rechte Querfortsatz ist etwas länger und massiger als der linke. Die Tubercula anteriora des sechsten Halswirbels erscheinen kleiner, die des fünften grösser als de norma, und zwar tritt dieser Gegensatz rechts stärker als links hervor. Der Proc. spinos. des sechsten Wirbels ist an seinem Ende einfach, glatt, dem eines siebenten Wirbels ähnlich.

Sprechen schon diese Verhältnisse dafür, den verlängerten Querfortsatz im Principe einer Halsrippe gleich zu setzen, so lässt sich hierfür noch ein anderer, interessanter Befund an unserem Falle verwerten. Die erste Rippe entsendet nämlich von einer Stelle des oberen Randes ihrer sternalen Hälfte aus einen Knorpelstreif gegen das Sternum, der, sich verbreiternd und an einer Stelle verknöchert, zum oberen Randteile des Manubrium sterni zieht, um hier, unmittelbar unter der Incisura clavicularis, zu enden. Ein scharfer Vorsprung des Sternalrandes trennt seine Insertionsstelle von der Incisura costalis prima, die, der Norm gegenüber, tiefer, etwa der Mitte des Manubrium entsprechend, gelegen ist. Dies trifft auch für die rechte Seite zu; über dieser Incisur findet sich hier ein Knorpelstreif, der mit einem vom oberen Seitenrande des Manubrium sterni ausgehenden, ca $1^1/_2$ cm langen Knochenfortsatze zusammenhängt (in der Figur nicht sichtbar, weil von der ersten Rippe verdeckt). Der Knorpelstreif links und der Knochenfortsatz rechts können als die sternalen Enden von Halsrippen gelten, deren Mittelstück nicht entwickelt wurde. Leboucq hat die Bedeutung derartiger sternaler Enden von Halsrippen näher erörtert, wie sie auch

nebst anderen dem Manubr. sterni aufsitzenden Knochenstücken) von Eggeling berücksichtigt wurden.

Von weiteren Präparaten, die die gleichen Verhältnisse der Halswirbel aufweisen, erwähne ich eines (Mus.-Präp. Nr. 2600, Zigeuner, Alter unbekannt), bei welchem sich am siebenten Wirbel beiderseits festgewachsene, aber von Körper und Querfortsatz durch je eine Furche deutlich unterscheidbare Rippen vorfinden; die Tuberc. anter. des sechsten Wirbels sind auf beiden Seiten kleiner als die des fünften. Bei weiteren Objekten (Nr. 562, 55jähr. Weib und Nr. 2977, 27jähr. Mann) sind die Querfortsätze des Wirbels 7 abnorm lang, die Tuberc. anter. verhalten sich wie im früheren Falle; bei einem anderen (Nr. 3741) ist besonders der rechte Querfortsatz verlängert und dem entsprechend erscheint das Tuberc. ant. des sechsten Wirbels rechts noch kleiner als links, und der Dornfortsatz gleicht dem des siebenten Wirbels; endlich sei noch auf einen Fall verwiesen (Nr. 881), bei welchem die Halsrippe linkerseits festgewachsen, rechts aber der Querfortsatz lädiert ist; das linke Tuberc. anter. des fünften Wirbels ist stärker ausgebildet als das des sechsten; da dieser Unterschied rechts weniger stark ausgeprägt ist, ist es wahrscheinlich, dass hier nur eine kleinere Rippe vorhanden war.

Die angeführten Beispiele zeigen zur Genüge, dass das Vorhandensein einer Halsrippe Folgezustände in der Gestaltung der unteren Halswirbel, eventuell auch der ersten Rippen, nach sich zieht. Der rippentragende siebente Halswirbel spielt seinen nächsthöheren Genossen gegenüber gewissermassen die Rolle eines ersten Brustwirbels, die Halsrippe den nächstunteren Rippen gegenüber die Rolle der ersten Brustrippe; sechster und fünfter Halswirbel nehmen infolgedessen Charaktere des siebenten, beziehungsweise sechsten Halswirbels an, die Halswirbel-

säule wird also in gewissem Sinne verkürzt, behält aber trotz dieser Verkürzung die morphologischen Charaktere einer normalen Halswirbelsäule. Geringer als dieser Einfluss ist der Einfluss der Halsrippe auf die Brustrippen; er ist nur dann nachweisbar, wenn die Halsrippe eine gewisse Grösse besitzt, denn erst dann können sich — infolge Verschiebungen der Muskelinsertionen und des Gefässverlaufes — Gestaltveränderungen der ersten Brustrippen deutlich sichtbar machen. Überhaupt hängt, wie gezeigt wurde, der Grad der an den Wirbeln und Rippen nachweisbaren Veränderungen im allgemeinen sehr wesentlich von der Grösse der Halsrippen ab. Sehr häufig aber üben Halsrippen auch den Einfluss auf die Gestalt der ersten Brustrippe aus, dass das vordere Ende dieser Rippe verbreitert erscheint — wahrscheinlich infolge Einbeziehung des sternalen Endes der Hals- in die erste Brustrippe.

Dass das ursächliche Moment für diese gegenseitigen Beziehungen wahrscheinlich in Veränderungen der topographischen Verhältnisse gelegen ist, wurde bereits erwähnt. In erster Linie kommen hier der Musc. scalenus anter. und medius, weiters der Verlauf der A. und V. subclavia[1]) in Betracht. Bei entsprechender Länge der Halsrippe inseriert der Muskel an ihr und die Gefässe laufen über sie hinweg. Hieraus lassen sich freilich nur die Reliefveränderungen der ersten Rippe erklären, nicht — oder wenigstens nicht direkt — die übrigen Gestaltungsanomalien, obzwar sie im Principe wohl auch auf ähnliche Umstände zurückgeführt werden müssen. Die durch die Einschiebung einer (freien oder festgewachsenen) Halsrippe verursachten Änderungen der Topographie der Weichteile müssen correlative Veränderungen der Knochen nach sich ziehen; in manchen Fällen

1) Hinsichtlich der Beziehung zwischen den Halsrippen und der Art. subclavia vgl. die Arbeit von Neubürger. Der Autor zeigt, dass die Grubersche Regel, wonach die Art. subclavia bei einer gewissen Länge der Halsrippe über dieser verläuft, auch Ausnahmen besitzen kann.

freilich ist die Halsrippe so klein, und die Veränderungen am sechsten und fünften Halswirbel trotzdem so deutlich, dass man mit der obigen Erklärung nicht auskommen kann und daher versucht ist, an irgend ein uns seinem Wesen noch unbekanntes, den Gestaltungsprozess der Halswirbelsäule beherrschendes Correlationsprincip zu denken.

Das gleichzeitige Vorkommen dieser Gestaltungsanomalien der unteren Halswirbel und oberen Rippen mit Halsrippen kann als Regel bezeichnet werden. Hiefür sprechen nicht nur die hier geschilderten Fälle, sondern auch der Umstand, dass sich in einzelnen Beschreibungen von Varietäten des Rumpfskeletes von seiten anderer Autoren das gleiche Verhalten der Halswirbel und Rippen erwähnt findet, freilich nur, um die Beschreibung vollständig zu machen und ohne die Regel, die hier waltet, festzustellen. So werden sich wohl bei näherer Untersuchung der bereits beschriebenen oder in Sammlungen befindlichen verschiedenen Varietäten zahlreiche neue Belege für das hier Behauptete auffinden lassen. Wenn nun aber auch diese Verknüpfung von Veränderungen der Wirbel und Rippen hier als Regel hingestellt wurde, so darf nicht unerwähnt bleiben, dass diese Regel — wie jede andere — nicht ohne Ausnahme ist. Abgesehen davon, dass der Grössenunterschied der Tuberc. anter. des sechsten und fünften Wirbels in einzelnen Fällen ein sehr geringer sein kann, gibt es auch solche, bei welchen das Tub. anter. des sechsten Wirbels geradezu grösser als das des fünften ist. In dem mir zur Verfügung stehenden Materiale — im ganzen waren es 23 Fälle — fanden sich zwei Objekte dieser Art. Bei dem einen (Mus.-Präp. Nr. 2598, angeblich 20 jähr. Mann) findet sich links eine nicht ganz 3 cm lange, rechts eine ganz kurze Rippe — beide sind aber so rudimentär ausgebildet, dass es begreiflich erscheint, wenn ihr Vorhandensein nicht jene beschriebenen Folgen nach sich zog; bei dem anderen (Mus.-Präp. Nr. 4719, 40 jähr. Mann) findet sich rechts



Crayondruck von J. B. Obernetter, München

Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden.

eine 4 cm lange Rippe, die mit einem Fortsatze der ersten Brustrippe artikulierte, links ein nur ganz unbedeutend verlängerter und verdickter Querfortsatz. Hier sind die Tuberc. anter. des sechsten Wirbels zwar nicht ganz normal, aber doch kräftig entwickelt, jedenfalls — wenn auch nur sehr unbedeutend — massiger als die des fünften Wirbels, die übrigens der Norm gegenüber sehr mächtig erscheinen. Die Kürze und die durch die Verbindung mit der ersten Brustrippe fixierte Stellung der Halsrippe schlossen eine wesentliche Beeinflussung der topographischen Verhältnisse aus, so dass auch in diesem Falle das Ausbleiben der Folgeveränderungen an den Wirbeln (oder vielleicht richtiger: ihre geringe Ausbildung) wohl begreiflich ist. Nur bei rudimentärer, die topographischen Verhältnisse nicht beeinflussender Ausbildung der Rippen stellen sich also — und auch das nur selten — Ausnahmen von der erörterten Regel ein. —

Auf die Zahl der sternalen Rippen scheinen Halsrippen keinen, oder wenigstens keinen nennenswerten Einfluss auszuüben, abgesehen natürlich davon, dass eine bis an das Sternum reichende Halsrippe die Zahl der sternalen Rippen um eine vermehrt. Sonst fanden sich bei meinen Fällen (soweit das Verhalten der sternalen Rippen festgestellt wurde — was leider nicht immer geschah) nur zweimal Abweichungen von der Norm, und zwar im Falle der Figur 5 (rechts 8 sternale Rippen) und in dem der Figur 6 (sechs sternale Rippen).

Dwight hat die Ansicht ausgesprochen, dass bei Halsrippen die Tendenz zur Nichtentwickelung der letzten Rippen besteht, um die überschüssige Entwickelung von Rippen am siebenten Wirbel zu kompensieren. Dieser Satz trifft wohl kaum zu, denn in meinen Fällen fehlte niemals die zwölfte Rippe und sie sowohl, wie auch die elfte wiesen öfters (vergl. z. B. auch die Figuren 3, beziehungsweise 6 und 7) nicht unerhebliche Längen auf. Diese Verhältnisse sind aus der bei-

stehenden Tabelle ersichtlich. Sie zeigt, dass von einer Tendenz zur Nichtentwickelung der letzten Rippen[1]) überhaupt nicht die Rede sein kann, selbst nicht von einer Tendenz zu geringerer Ausbildung derselben, und dass auch keine Beziehung zwischen einer Halsrippe und der Länge der letzten Rippen derselben Körperseite besteht, denn bei verschiedener Länge

Tabelle 2.

Mus.-Präp. No.	Alter und Geschlecht		11. Rippen rechts	11. Rippen links	12. Rippen rechts	12. Rippen links
2592	15 ♂	Rechts sternale Halsrippe, links mit der 1. Brustrippe sich vereinigend . . .	14,5	15,5	7,5	11,0
2232	48 ♂	Rechts stern., links 6 cm lange Halsrippe	13,5	13,5	2	1
2228	60 ♀	Rechts 7 cm, links 6 cm „ „	17	17	9	9,5
4672	66 ♀	„ 5,5 „ „ 4,5 „ „ „	16	16	9	9,5
378	24 ♂	„ 3 „ „ 6 „ „ „	16	17	4,5	7
2598	angebl. 20 ♂	„ 2,8 „ „ 3 „ „ „	16	16	10	9
3824	erwachs. ♂	„ 6,5 „ „ 4 „ „ „	17,5	17,5	6,5	5,5
2158	13 ♀	„ 2 „ „ 2 „ „ „	11,5	11,5	3,2	3
2928	72 ♀	Rechts 5,5 cm lange Halsrippe	12,5	13	3,5	4
2450	24 ♀	Links 4,5 „ „ „	13	13	2,5	3,5
2453	35 ♀	„ 4 „ „ „	15	15	3,5	4
2848	36 ♀	„ 4 „ „ „	15	17	5,5	4,5
997	57 ♀	„ 2,5 „ „ „	18	18	11	11,5

der Halsrippe (oder bei einseitiger Halsrippe) steht die Länge dieser Rippen zur Länge der Halsrippe derselben Seite bald in direktem, bald in indirektem Verhältnisse.

Eine Beziehung zwischen Halsrippen und Varietäten der Wirbelzahl konnte gleichfalls nicht konstatiert werden.

Als **Prozentsatz** für das Vorkommen von Halsrippen wurde an dem untersuchten Leichenmateriale der von 0,9 er-

[1]) In den übrigen in der Tabelle nicht angeführten 10 Fällen wurde leider verabsäumt, die letzten Rippen zu messen, sie fehlten aber nicht.

mittelt. Das Material ist wohl gross genug, um diesen Prozentsatz als den annähernd richtigen erscheinen zu lassen. — Am seltensten sind zweifellos Halsrippen, die bis zum Sternum reichen; selten sind auch sternale Rudimente von Halsrippen, am häufigsten kommen vertebrale vor, und zwar freie kaum seltener als fest gewachsene. —

Spricht man von Halsrippen, so versteht man darunter stets Elemente des letzten Halswirbels, denn nur von diesem sind sie, allgemein wenigstens, bekannt. Bei der innigen genetischen Beziehung, die zwischen den vorderen Spangen der Halswirbel und den Rippen besteht[1], kann jedoch auch an den über dem siebenten stehenden Wirbeln das gelegentliche Vorkommen von Rippenrudimenten in Gestalt freier vorderer Spangen erwartet werden. Nun ist am sechsten Halswirbel des Menschen ein Rippenrudiment ein einziges Mal[2]) gesehen worden, und zwar von Struthers; und auch in diesem handelt es sich nur um ein Verhalten, wie es hier von der rechten Hälfte des siebenten Wirbels im Falle der Figur 6 (S. 489) geschildert wurde. Vom fünften Wirbel liegt keine Angabe, von den übrigen nur eine, und zwar von Szawlowski, vor. Dieser Autor beschreibt eine Halswirbelsäule, an welcher der vierte Wirbel articulierende Rippenrudimente trug.

Aus der Entwickelungsgeschichte wissen wir, durch Rosenberg, dass Rippenrudimente bei Feten am siebenten Halswirbel häufig, am sechsten seltener und am fünften überhaupt nicht vorkommen; nach Leboucq wird für die vordere Spange des Querfortsatzes des siebenten Halswirbels regelmässig eine be-

1) Genaueres hierüber s. besonders bei Leboucq.

2) Zwei weitere Angaben, von Owen und de Quervain sind durchaus nicht sicher. — Was andere als menschliche Objekte betrifft, so beobachtete P. Albrecht eine kurze Halsrippe am sechsten Wirbel bei einem jungen Hippopotamus. Auffällig ist, dass auch hier, wie im Falle von Struthers, das Foramen transvers. von zwei Spangen des Querfortsatzes begrenzt war. (Vgl. die Angaben von Szawlowski.)

sondere Anlage gebildet, für den sechsten und fünften dagegen nur ausnahmsweise. Besondere Knochenkerne für die vorderen Spangen sind (von S. F. Meckel, Blandin u. A.) beim zweiten, dritten, fünften bis siebenten Wirbel[1]), dagegen niemals am vierten beobachtet worden.

Erscheint nach diesen Angaben das relativ häufige Vorkommen von Rippenrudimenten am siebenten Wirbel, im Gegensatze zu den übrigen, erklärlich, so ist es um so merkwürdiger, dass gerade am vierten Wirbel, an dem bisher keine besonderen Knochenkerne für die vordere Spange gefunden wurden, in zwei Fällen freie Rippenrudimente nachgewiesen werden konnten, und zwar von Szawlowski und mir. Denn unter meinen Objekten findet sich eines, das ein derartiges Rippenrudiment besitzt.

Das betreffende Rumpfskelet (Fig. 13, Mus.-Präp. 4673, von einem 29 jähr. Manne) wird uns noch später beschäftigen, da sich an ihm auch defekte erste Rippen vorfinden. Hier sei zunächst lediglich der vierte Halswirbel besprochen.

Betrachten wir den Wirbel von vorne oben (Figur 8), so fällt auf der linken Seite die ungewöhnlich gute Ausbildung der vorderen Spange des Querfortsatzes und sein stark vorstehendes Tuberc. ant. auf; die vordere Spange ist bedeutend grösser als die des fünften Wirbels und sie bleibt nur um weniges hinter der des sechsten zurück. Im übrigen ist der Querfortsatz normal. Wesentlich anders ist das Bild des rechten Querfortsatzes: Seine vordere Spange ist kleiner, anders geformt als die der linken Seite und nicht mit dem Wirbel verwachsen. Drücken wir die Spange (wie dies bei Anfertigung der Figur 8 mittelst eines Fadens geschehen ist) an den Wirbel in natürlicher Lagerung fest, so konstatieren wir, dass ihr medialer Abschnitt mit einem seitlichen Höcker des Wirbelkörpers articu-

[1]) Doch ist dies nur beim 7. Wirbel die Regel.

liert — mit jener „eminentia costaria“ (Luschka) also, die wir auch bei Vorhandensein von Rippen am siebenten Halswirbel finden konnten; dem lateralen Abschnitt fehlt — in vollem Gegensatz zu der guten Ausbildung linkerseits — ein gut entwickeltes Tubercul. anter., so dass der flache Sulcus n. spinalis fast zur Gänze von vorne her sichtbar ist. Löst man Wirbel und Spange (Rippenrudiment) voneinander (Fig. 9), so erkennt man, dass der Wirbel dem Rippenrudiment drei Gelenkflächen [1]) zur Articulation bietet: Die eine ovale und leicht convexe, befindet sich auf dem erwähnten seitlichen Höcker des Wirbelkörpers; die zweite, rundliche und sattelförmige, sitzt auf einem aus der Wurzel des Bogens vortretenden Knochenhöcker, der mit dem ihm zugewendeten Teile des Rippenrudimentes die seitliche Umgrenzung des Foram. costo-transversar. bildet; die dritte endlich befindet sich auf einem nach aufwärts umgelegten Teile des Randes der Facies articularis inferior, in welch letztere sie kontinuierlich übergeht. (Die beiden letzterwähnten Gelenkflächen und die ihnen entsprechenden Flächen des Rippenrudimentes sind in der Figur an in ihrer Mitte befindlichen Kreisen kenntlich; diese entsprechen Löchern, durch welche der das Rippenrudiment am Wirbel fixierende Faden — vergl. Fig. 10 — gezogen wurde.) Die Art und Weise, in welcher Rippenrudiment und Wirbel miteinander articulierten, kann am besten aus Figur 10 ersehen werden, welche den vierten Wirbel in der Ansicht von oben, bei vom Wirbel abgedrängtem Rippenrudiment, darstellt. Die „Eminentia costaria“ des Wirbelkörpers, der das vertebrale Ende des Rudiments anlagerte, tritt da scharf umrissen hervor; die Zusammengehörigkeit der beiden anderen Paare von Gelenkflächen ist mittelst der durch sie hindurchgezogenen Schlinge kenntlich gemacht. Denkt man sich das Rudiment an den Wirbel herangezogen, so be-

[1]) Infolgedessen war eine freie Bewegung des Rudimentes, wenn auch in engen Grenzen, ganz gut möglich und sie hat wohl auch stattgefunden.

grenzen die Beiden miteinander zwei Löcher; das eine, mediale, wurde bereits früher schlechtweg als das Foramen costo-vertebrale bezeichnet; das laterale ist ein bedeutend kleinerer, unregelmässiger Spaltraum, der sich zwischen dem aus der Bogenwurzel hervortretenden Höcker und dem Processus articularis inferior einerseits und dem lateralen Randteile des Rippenrudiments andererseits befindet.

Die nähere Gestalt des Rudimentes wird durch die drei Figuren hinreichend genau wiedergegeben. Ein Vergleich mit einem normalen Wirbel ergiebt, dass das Rudiment der Verbindungsbrücke zwischen den beiden Spangen und dem lateralen Abschnitte der vorderen Spange (der aber sonst das hier nicht gut ausgebildete Tuberc. anter. trägt) entspricht, während der mediale durch die „Eminentia costaria" des Wirbelkörpers repräsentiert wird; der Querfortsatz selbst ist hier nur durch das erwähnte, der Bogenwurzel aufsitzende Höckerchen vertreten. Es hat Leboucq besonders betont, dass das, was an den über dem siebenten befindlichen Halswirbeln einer Rippe entspricht, nicht einfach die vordere Spange, sondern die Verbindungsbrücke zwischen den beiden Spangen ist. Es scheint mir aber, dass man auf Grund des beschriebenen Falles, in welchem es sich doch zweifellos um ein Rippenrudiment handelt, nicht bloss das Verbindungsstück zwischen den beiden Spangen, sondern zum mindesten auch den grösseren, lateralen Abschnitt der vorderen Spange als der Halsrippe zugehörig aufzufassen hat. Und dies um so mehr, als auch der zweite bisher bekannte Fall eines Rippenrudimentes an einem so hoch gelegenen Halswirbel — der von Szawlowski — ein ganz ähnliches Verhalten wie der meinige aufweist.

Warum in diesem Falle die normale Ausbildung eines Querfortsatzes unterblieb, lässt sich nicht sicher ermitteln. Auffällig aber ist, dass an diesem Rumpfskelet auch noch andere Knochen nicht normal ausgebildet sind. Dass die ersten Brustrippen

defekt sind, wurde bereits erwähnt. Betrachtet man nun auch die Wirbelsäule näher, so findet man eine ganze Reihe von Abnormitäten. Zunächst erkennt man bei der Betrachtung von vorne (vergl. Figur 13), dass die Körper und Querfortsätze der drei oberen Halswirbel auf der rechten Körperseite schwächer als auf der linken ausgebildet sind; dem des Atlas fehlt die vordere Spange, ein Verhalten, das freilich des öftern vorkommt: doch ist die Massa lateralis rechts sichtlich kleiner als links; am Epistropheus sind die rechte Körperhälfte mit den Process. articulares und dem Querfortsatze erheblich geringer ausgebildet, was auch vom rechten Querfortsatze des dritten und von den Proc. articulares des vierten[1]) Wirbels gilt. Weitere Anomalien ergiebt die Untersuchung der Wirbelsäule von rückwärts. Die rechte Bogenhälfte des Epistropheus ist weit schwächer als die linke und besitzt hinter dem Proc. articul. inf. eine tiefe Grube; an der Bildung des Proc. spinosus beteiligt sich die rechte Bogenhälfte in sehr geringem Ausmasse (vergl. Fig. 11); dagegen ist die rechte Bogenhälfte des dritten Wirbels fast noch einmal so breit als die linke; sie sendet einen Fortsatz gegen die erwähnte Grube am Epistropheusbogen und ausserdem läuft ihr freies hinteres Ende in zwei Höcker aus; die Vereinigung mit der linken Bogenhälfte zur Bildung des Proc. spinos. ist unterblieben, so dass auch die linke Bogenhälfte frei, mit einem nach abwärts und lateralwärts gekehrten Höcker endet. Die Bogenhälften der folgenden Wirbel sind annähernd gleich; die Dorne des vierten und fünften Wirbels sind gespalten, die linken Zacken sind hiebei massiger als die rechten; sehr klein, schmal und an seinem Ende gespalten ist der Dornfortsatz des sechsten Wirbels; die Anteile der beiden Bogenhälften an der Bildung des siebenten Proc. spinos. sind wohl voneinander unterscheidbar und in der Mitte des Dornfortsatzes durch einen Spalt,

[1]) Auch an den drei anderen Halswirbeln ist dieser Unterschied vorhanden, jedoch nur in sehr geringem Grade.

längs der ganzen dorsalen Fläche durch eine tiefe Furche voneinander getrennt. Ausserdem findet sich am fünften Lendenwirbel eine Spondylolysis interarticularis.

Alle diese Umstände zeigen, dass hier irgend ein abnormer Umstand die Entwickelung des Rumpfskeletes beeinflusste, der seinen Einfluss besonders auch auf die rechte Hälfte der Halswirbel ausdehnte. Ihm wird es wohl auch zuzuschreiben sein, dass sich an dieser Hälfte des vierten Halswirbels kein normaler Querfortsatz entwickelte und das in ihm enthaltene Rippenelement seine Selbständigkeit bewahrte.

Es ist gewiss nicht ohne Bedeutung, dass auch im Falle Szawlowskis Anzeichen eines gleichen Einflusses vorliegen, indem auch hier Abnormitäten der Knochen (Szawlowski lagen freilich nur der Kopf und die vier oberen Halswirbel vor) nachweisbar sind: Atlas und Occipitale sind miteinander verwachsen und beide sind asymmetrisch; die hintere Bogenhälfte des Atlas ist nicht geschlossen, seine Querfortsätze sind nicht normal; der dritte Wirbel besitzt einen in dorso-ventraler Richtung rechterseits dickeren Körper und ungewöhnlich geformte Querfortsätze; der vierte trug beiderseits freie Rippenrudimente.

Im Anschlusse an die Varietäten der Halswirbelsäule sei hier noch eine erwähnt, die zwar mit den früheren geschilderten nicht verwandt, aber an sich interessant ist und — meines Wissens — bisher noch nicht beobachtet wurde.

Die Figur 12 stellt den fünften und sechsten Wirbel einer im übrigen normal gestalteten Halswirbelsäule dar. Am fünften Wirbel tritt das Tub. ant. linkerseits besser hervor als rechts; hier aber sendet die vordere Spange einen etwa 1 cm langen und 3 mm breiten Fortsatz nach abwärts, zu dessen unterem Ende sich das verdickte und abnorm eingestellte Tuberc. anter. des sechsten Halswirbels aufbiegt; die einander zugekehrten Flächen dieser beiden Wirbelfortsätze lagen im Leben dicht aufeinander (am Präparate sind die Wirbel absichtlich stark

voneinander abgedrängt, um wenigstens die Endfläche des unteren Fortsatzes ersichtlich zu machen); sie sind mit Schliffflächen versehen, längs welchen die Fortsätze, den Bewegungen ihrer Wirbel folgend, aufeinander glitten. Diese Flächen sind schräg von oben hinten nach unten vorne geneigt; die untere ist von mehr rundlicher Form, die obere, grössere, längsoval.

2. Rudimentäre erste und zweite Rippen.

Für die eingangs erörterte Hypothese sind Fälle mit unvollkommen ausgebildeten ersten Rippen von besonderer Wichtigkeit und, bei der relativen Seltenheit ihres Vorkommens, genauester Berücksichtigung wert; besonders, wenn sie, wie die folgenden, Typen verschiedenartiger Entwickelung repräsentieren.

Das in Figur 13 dargestellte Rumpfskelet ist bereits zum Teile besprochen worden, da sich an ihm das Rippenrudiment am vierten Halswirbel vorfindet. An ihm sind nun auch beiderseits Defekte der ersten Rippen vorhanden. Am macerierten Objekte lässt sich ein vertebraler und sternaler Teil derselben erkennen, die miteinander nicht verbunden sind; am frischen Präparate jedoch waren diese Teile durch ein ca. 4 mm breites Band verknüpft. Fast die ganzen vorderen Hälften beider ersten Rippen wurden also durch ein Ligament gebildet; ausserdem sind aber auch die knöchernen und knorpeligen Anteile dieser Rippen mangelhaft ausgebildet. Die vertebralen Teile sind 65 mm lang; sie besitzen ein (besonders links) rudimentär ausgebildetes Capitulum und Collum, ein etwas besser entwickeltes Tuberculum und einen atypisch erscheinenden Körper, der mit einer, namentlich linkerseits sehr gut ausgebildeten (arteriellen) Gefässfurche versehen ist, vor der sich links eine nur wenig hervortretende Rauhigkeit erkennen lässt; der Knochen überging mit einem abgerundeten Endstücke in das erwähnte Band.

Die sternalen Teile sitzen dem Sternum an der normalen Anheftungsstelle der ersten Rippe auf; sie bestehen vorwiegend aus Knochen, nur der untere Abschnitt ihres sternalen Endes ist knorpelig; das linke Stück ist $2\frac{1}{2}$ cm lang, aus drei Abschnitten zusammengesetzt, und mit dem Sternum synchondrotisch verbunden; das rechte 2 cm lang, aus mehreren kleineren und einem grösseren Knochenstücke gebildet und mit dem Sternum synostosiert.

Der Knochen der rechten vierten Rippe ist in seiner vorderen Hälfte verbreitert und mit einem Fortsatze seines oberen Randes versehen, von welchem ein fibröser Strang ausging, der in ein über dem vierten Rippenknorpel am Sternum sich anheftendes Knorpelstück überging. Hierdurch wird die Symmetrie der Anheftung der Rippenknorpel am Sternum gestört, die übrigens auch höher oben nicht gewahrt ist. Die zweiten Rippenknorpel setzen sich nämlich verschieden hoch, der linke tiefer als der rechte, und ausserdem an abnormer Stelle, nämlich unmittelbar unter den ersten Rippen, etwa in der Mitte des Seitenrandes des Manubrium sterni, an; zu der schief verlaufenden Grenze zwischen Manubrium und Corpus sterni ziehen die dritten Rippen, wobei die linke tiefer gestellt ist als die rechte. Jederseits setzen sich acht Rippen am Sternum an. Es sind 13 Rippenpaare vorhanden, die 12. Rippen sind ca. 18, die 13. ca. 11,5 cm lang[1]). Die Wirbelsäule besitzt 7 Hals-, 13 Brust- und 5 Lendenwirbel, deren letzter stark entwickelte Querfortsätze besitzt; das Kreuzbein ist aus 6 Wirbeln (5 Kreuz- und dem 1. Steisswirbel) zusammengesetzt, von welchen die Körper des ersten und zweiten durch eine vorne offene Fuge voneinander getrennt sind. Freie Steisswirbel sind zwei vorhanden, von welchen der letzte ein offenbar aus zwei Elementen zusammengesetztes Gebilde darstellt. — Dass die Wirbelsäule noch eine

[1]) Diese auffällige Länge der letzten Rippen lässt auch noch eine andere Deutung des Falles zu, wie im Schlusskapitel näher ausgeführt werden soll.

weitere Reihe von Anomalien aufweist, wurde bereits bei Besprechung des Rippenrudimentes am vierten Halswirbel erörtert.

Bei einem zweiten Falle (Figur 14, Mus.-Präp. Nr. 1589, 20 jähr. Mann) erreicht zwar die erste rechte Rippe das Sternum, doch sind ihr Capitulum und Collum rudimentär entwickelt; die linke ist nur 6 cm lang und sehr viel schmäler als die rechte; sie besitzt Furchen für die Art. und Vena subclavia und eine Tuberos. scaleni; eine Verbindung mit dem Sternum besass sie nicht. — Abnorm sind wiederum die Beziehungen der Rippenknorpel zum Sternum. Die zweiten Rippen setzen sich an der oberen Hälfte des Manubrium an, wobei rechterseits die Knorpel der beiden ersten Rippen ineinander fliessen. An der Grenze zwischen Manubrium und Corpus sterni haften die dritten Rippen, und zwar die linke etwas höher als die rechte, wodurch diese Grenze auch hier, wie im früheren Falle, einen schiefen Verlauf erhält. Infolgedessen ist der rechte Seitenrand des Manubrium sterni etwas länger (5 cm) als der linke (4,5 cm). Die übrigen vier Rippenpaare verhalten sich normal. — Die Wirbelsäule besass 13 Brustwirbel mit rudimentären 13. Rippen; der fünfte Lendenwirbel ist links mit dem Kreuzbein verwachsen, rechts findet sich zwischen beiden noch ein Spalt; Bogen und Dornfortsatz, sowie die Proc. articular. sind frei; dann folgen vier Kreuzwirbel, deren letzter mit dem ersten Steisswirbel verwachsen ist.

Einen sehr geringen Grad des Defektes weist das dritte Objekt (Figur 15, Mus.-Präp. Nr. 4681, 34 jähr. Weib) auf. Während sich die linke erste Rippe nur sehr wenig von einer normalen unterscheidet, findet sich rechterseits ein nur 7 cm langes vertebrales, rudimentär ausgebildetes Knochenstück vor, das in einen 3 cm langen, schmalen Knorpelstreif übergeht; auf diesen folgt ein ca. 2,5 cm langes unregelmässig gestaltetes Knochenstück, das sich unter Vermittelung eines dünnen Knorpelstreifens an der normalen Ansatzstelle der ersten Rippe mit dem

Sternum verbindet. Sternum und Rippen weisen im übrigen normale Verhältnisse auf; auffällig ist aber, dass das Sternum eine ausgesprochen männliche Form besitzt. Die 12. Brustwirbel tragen sehr lange (14 cm) Rippen: auf 6 Lenden- folgen 4 Kreuz-, hierauf 5 Steisswirbel, deren erster mit dem Kreuzbein verwachsen ist. — Der rechte Querfortsatz des 6. Halswirbels sendet einen ca. 8 mm langen Fortsatz nach abwärts.

Aus den drei Fällen meines Leichenmateriales ergiebt sich für das Vorkommen rudimentärer erster Rippen ein Prozentsatz von 0,5. Was die Litteratur betrifft, so hat Helm im Jahre 1895 eine Zusammenstellung über derartige Fälle verfasst, auf welche ich verweise[1]. Seitdem sind hierher gehörige Einzelbeobachtungen von Herstlet, Leboucq, Low und Dukes publiziert worden. Die Anomalie findet sich, soweit man aus den bisher beobachteten nicht sehr zahlreichen Fällen schliessen darf, mit annähernd gleicher Häufigkeit rechts als links. Wiederholt — und dies ist für die Auffassung dieser Fälle besonders wichtig — wurden (abgesehen von den durch das Fehlen der Rippe selbst bedingten Anomalien) gleichzeitig auch noch andere Anomalien des Knochensystems (wie auch der Weichteile) hierbei konstatiert. In ausgesprochener Art zeigte sich dies auch in unserem ersten Falle. In den beiden anderen fällt es auf, dass die Knochen sehr gracil sind, und dass die Lendenwirbel des zweiten Falles unregelmässige Exostosen aufweisen. Wäre das Skeletsystem bei allen bisher beobachteten Fällen genau untersucht worden, so hätte man wohl noch öfter Anomalien desselben gefunden, welche darauf hinweisen, dass rudimentäre erste Rippen, zumeist wenigstens, nur die Teilerscheinung eines die normale Entwickelung der Knochen überhaupt hemmend beeinflussenden Prozesses sind. Freilich, für alle Fälle wird dies anscheinend nicht zutreffen, so dass man gezwungen ist,

[1] Diese Litteraturzusammenstellung ist durch Rosenberg (1899, S. 46, Anmerkung) vervollständigt worden.

für einige einen lediglich auf die erste Rippe wirkenden Einfluss anzunehmen.

In weitaus der Mehrzahl der beobachteten Fälle sitzt der Defekt im mittleren Teile der Rippe, die hier aus einem fibrösen oder knorpeligen Streifen besteht; seltener ist der sternale Teil der Rippe defekt und nur in zwei Fällen (Gruber, Zuckerkandl) war die Rippe zwar ganz vorhanden, aber nur in rudimentärer Gestalt. Danach scheint also das entwickelungshemmende Moment zumeist erst dann einzusetzen, beziehungsweise erst dann am intensivsten einzuwirken, wenn der vertebrale Teil der Rippe bereits in Verknöcherung begriffen ist, also in einem relativ späten Entwickelungsstadium.

Für die Bedeutung, die man dem Vorkommen rudimentärer erster Rippen beigemessen hat, ist es von Wichtigkeit, dass auch andere als die ersten Rippen defekt sein können, wie aus den im folgenden zu schildernden Objekten hervorgeht. In beiden handelt es sich um Defekte der zweiten Rippen.

Im ersten Falle (Figur 16, Mus.-Präp. Nr. 2977, von einem 27 jähr. Manne) misst die rechte zweite Rippe 19,5 cm; die linke dagegen nur 10,5 cm; ihr kurzer Knorpel endete frei im Zwischenraume zwischen erster und dritter Rippe, der sehr breit ist; zur Grenze zwischen Manubrium und Corpus sterni zieht rechts die zweite, links die dritte Rippe, so dass diese Grenze schief von rechts oben nach links unten verläuft und der linke Seitenrand des Manubrium um 1 cm länger ist als der rechte; von der dritten abwärts sind überhaupt die Ansatzstellen der linken Rippen am Sternum den rechten gegenüber ein wenig nach unten hin verschoben; die siebenten Rippenknorpel gehen vor dem Proc. xiph. ineinander über. — Anormal ist an dem Objekte ferner die Stellung einiger Dornfortsätze der Brustwirbel: Die des 1., 7. und 9. Brustwirbels sind nach rechts, die des 2., 6. und 8. nach links von der Mittellinie gedreht. — Die Quer-

fortsätze des 7. Halswirbels tragen festgewachsene Halsrippen; in Übereinstimmung mit dem früher Gesagten ist das Verhältnis zwischen den vorderen Spangen (beziehungsweise den Tub. anter.) des sechsten und fünften Halswirbels der Norm gegenüber verändert.

Im zweiten Falle handelt es sich um das Skelet eines 40jährigen Mannes von 189 cm Höhe (Mus.-Präp. Nr. 2067). Während die rechte zweite Rippe normal gebildet ist, einen 15,5 cm langen Knochen und einen 5 cm langen Knorpel besitzt, verschmälert sich der nur 13 cm lange linke zweite Rippenknochen lateral vom Angulus costae sehr rasch und endet zugespitzt; ein dieser Rippe zugehöriger Knorpel ist an dem aus älterer Zeit stammenden Skelete nicht vorhanden; da sich aber am linken Sternalrande auch eine zweite, wenn auch kleine Incisura costalis vorfindet, so war wahrscheinlich auch ein, wenn auch unvollkommen ausgebildeter zweiter Rippenknorpel hier vorhanden. Die Verhältnisse an den übrigen Rippen sind normale.

Manubrium und Corpus sterni sind in der Mitte knöchern miteinander verwachsen, an den Seiten finden sich zwischen ihnen Fugen vor, aus deren Stellung hervorgeht, dass die Synchondrosis sternalis einen schief von rechts unten nach links oben aufsteigende Verlaufsrichtung besass.

Eine derartige schiefe Verlaufsrichtung und die mit ihr notwendigerweise verknüpfte asymmetrische Gestaltung des Manubrium und Corpus sterni konnten wir wiederholt beobachten; ich verweise nur auf die Figuren 2, 13, 14 und 16, bei welchen, wie übrigens auch im Falle der Figur 1, bei gerader Verlaufsrichtung der Synchondr. stern. (aber einseitigem Ansatz einer Halsrippe am Sternum) die Seitenränder des Manubrium sterni ungleiche Länge besitzen. Bei den Fällen der Figuren 13 und 14, bei welchen rudimentäre erste Rippen vorhanden sind, verläuft die Synchondr. stern. zwischen den

dritten Rippen-Knorpeln, im Falle der Figur 16 gar zwischen den Knorpeln der rechten zweiten und linken dritten Rippe.

Ähnliche Asymmetrien des Sternums sind namentlich bei Objekten mit rudimentären ersten Rippen konstatiert worden, so z. B. bei den Fällen von Helm, Lane, Leboucq, Low, Struthers, Zuckerkandl[1]). Der letzterwähnte Autor glaubt[2]), dass sich hinsichtlich der Ätiologie jener Sternum-Anomalie, bei welcher sich die dritten Rippen an der den zweiten zukommenden Stelle ansetzen, an zwei Erklärungsmöglichkeiten denken lasse, von welchen er die folgende für die wahrscheinlichere hält: „Es ist möglich, dass in der frühesten Periode des intrauterinen Lebens sogleich eine anormale Differenzierung der einzelnen Rippenelemente aufgetreten sei, wodurch zwei Rippen an Stelle der ersten zu liegen kamen und die dritte der Lage der zweiten entspricht"; Helm fasst die Asymmetrie „als Folge der veränderten Druck- und Zugverhältnisse in der oberen Thoraxhälfte" auf. „Das Manubrium sterni erscheint auf der Seite des Rippendefektes nach oben und seitwärts verzogen . . . . der untere Rand des Handgriffs verläuft schräg, auf der Seite der Missbildung höher beginnend." Für die Insertion der zweiten Rippen oberhalb des unteren Randes des Manubrium acceptiert er eine Annahme Zuckerkandls, derzufolge diese gegenseitige Verschiebung dadurch zu stande komme, dass die fest verbundenen Knorpel der ersten und zweiten Rippe nicht mit dem Wachstum des Manubrium gleichen Schritt halten können, so dass dieses über sie hinaus abwärts wächst. Die Insertion der dritten Rippen an der Synch. stern. aber erkläre sich aus einer abnormen Verwachsung des Manubriums mit dem ersten Stücke des Corpus sterni.

1) Man vergleiche auch die Zusammenstellung bei Adolphi (1905, S. 75).

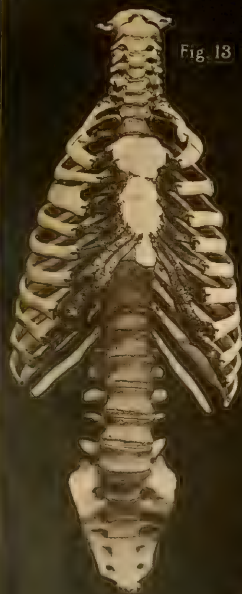
2) Es ist zu beachten, dass diese Äusserung zu einer Zeit erfolgte, in welcher man über die normale Entstehungsweise des Brustbeines noch nicht sicher orientiert war, also vor dem Erscheinen der Arbeit von Ruge.

Fassen wir die hier geschilderten Sternum-Anomalien, zunächst soweit es sich bei ihnen um eine abnorme Verlaufsrichtung der Synchondr. stern. handelt[1]), ins Auge, so ergiebt sich, dass sie mit keinem der erwähnten Erklärungsversuche in völligen Einklang gebracht werden können. Denn es ist darnach nicht einzusehen, warum die Synch. stern. im Falle der Figur 13, wo der Defekt beiderseits gleich ist, schief von rechts oben nach links unten verläuft; warum sie in dem der Figur 16 von der zweiten rechten zur dritten linken Rippe zieht, so dass der untere Rand des Handgriffes des Brustbeins — im Gegensatze zu Helms Angabe — gerade auf der Seite der Missbildung tiefer liegt, was auch im Objekte der Figur 15, wenn auch in geringerem Grade, der Fall ist. Nur bei Figur 14 lassen sich die Verhältnisse, annähernd wenigstens, Helms Angaben anpassen.

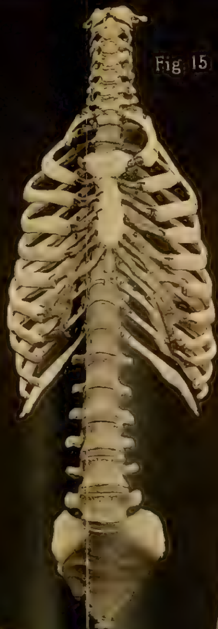
Die Annahme von Asymmetrien in der Art der Verknöcherung des Brustbeines kann solchen Befunden gleichfalls nicht gerecht werden. Denn durch sie liessen sich — und auch das nicht immer — Verbildungen des Brustbeines selbst verstehen, ihr Connex mit den Anomalien der Rippen aber bliebe unaufgeklärt.

Ein Einblick in die Gestaltungsvorgänge bei der Entstehung derartiger Asymmetrien ist nur möglich, wenn man auf sehr frühe Entwickelungszustände des Brustbeins, wie wir sie durch Ruge kennen gelernt haben, zurückgreift. „Der specielle Vorgang bei der Genese des Sternums ist“, nach diesem Autor, „derartig zu denken, dass die medialen Teile der ersten Rippen ungleichzeitig, und zwar stets an den proximalen Rippen zuerst, sich abgliedern, darauf nach allen Richtungen hin auswachsen,

[1]) Aus der richtigen Erklärung dieses Umstandes ergiebt sich auch das Verständnis für die abnorme Insertion der zweiten und dritten Rippen.









Crayondruck von J. B. Obernetter, München

Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden.

um anfangs mit ihren Nachbarn nur in nähere Berührung zu treten, darauf aber gänzlich mit ihnen verschmelzend, die Sternalleisten entstehen zu lassen." Für die Bildung des Sternums scheint den Rippen eine ungleichmässige, und zwar der fünften die grösste Bedeutung zuzukommen. Dabei sind die Sternalleisten „bis zu den dritten Rippen hin von homogener Natur, ihre weiter distal gelegenen Abschnitte können wir als noch zu den Rippen gehörig auffassen." Diese Abschnitte gehen aus den Rippen in der Art hervor, dass z. B. der aus der dritten Rippe hervorgegangene Teil proximal zwischen dritter und zweiter, distal zwischen dritter und vierter Rippe seine Begrenzung hat. Fast regelmässig kommt es ferner zu einer frühen Lostrennung der ersten Rippen von den Sternalleisten und zu einem sehr bald darauf wieder eintretenden Verschmelzen. Von Bedeutung endlich ist für uns die Angabe Ruges, nach welcher sich ursprünglich (bei Embryonen von 3,5—4 cm Länge) zwei quer verlaufende, aus rundlichen oder mehr spindelförmigen Zellen bestehende Linien im Sternum nachweisen lassen, welche zwischen [1]) den Verbindungsstellen der zweiten und dritten Rippen mit dem Sternum verlaufen. Bei Embryonen von 4 und 5,5 cm Länge wird die proximale, das Rippenpaar verbindende Querleiste immer deutlicher, während die distale verschwindet; so werden Handgriff und Körper des Brustbeines voneinander geschieden. Auch Hoffmann hat diese Querleisten gesehen und er konnte ähnliche auch zwischen dem fünften und sechsten Rippenpaare nachweisen [2]).

---

1) Aus gewissen Varietäten des Brustbeines muss man schliessen, dass sich diese Linien in manchen Fällen nicht direkt zwischen, sondern unterhalb der Verbindungsstellen der Rippen mit dem Sternum ausbilden.

2) Hoffmann zieht hieraus den Schluss, dass das Sternum phylogenetisch aus einer Reihe hintereinander gelegener Stücke entstanden ist, ein Zustand, der auch z. B. bei den Edentaten erhalten blieb, während bei den Primaten nur das Auftreten von mehreren Knochenkernen auf die gegliederte Zusammensetzung des Sternums hinweist.

Die Asymmetrien des Sternums lassen nun einen auffälligen und sehr wesentlichen Umstand erkennen: Es wird stets ein seiner Grösse (nicht immer seiner Form) nach annähernd dem normalen gleichkommendes Manubrium zu bilden gesucht, gleichgültig, ob die ersten Rippen rudimentär oder die beiden ersten Rippen (einer oder beider Seiten) miteinander verschmolzen sind; eventuell wird, auf Kosten des Corpus sterni, ein der Norm gegenüber grösseres Manubrium gebildet; seine untere Grenze überschreitet aber nicht die Anheftungsstelle der dritten Rippe. In der Norm wird die die Insertionsstellen der zweiten Rippen frühzeitig verbindende Querleiste zur unteren Grenze des Manubrium; sind aber die ersten Rippen rudimentär oder erste und zweite Rippe miteinander verschmolzen, können sie also für sich allein für die Bildung eines annähernd normal grossen Manubriums nicht aufkommen, so erhält sich offenbar — im Gegensatze zur Norm — die sonst nur vorübergehend vorhandene Querleiste zwischen den dritten Rippen und sie bildet nun die untere Grenze des Manubrium, zu dessen Bildung jetzt auch die abgetrennten medialen Teile der dritten Rippen wesentlich beitragen. Die Ursache dieser Tendenz, ein annähernd normal grosses Manubrium zu bilden, ist uns unbekannt, wir können nur ihr Vorhandensein konstatieren. Nach einer Richtung ist ihr eine Schranke gesetzt, insofern nämlich, als sie über den Bereich jener Querleiste zwischen den dritten Rippen nicht hinausgreift; sind ja doch auch die Sternalleisten, nach Ruge, „bis zu den dritten Rippen hin von homogener Natur", während die weiter caudal gelegenen Abschnitte als Teile der einzelnen folgenden Rippen aufgefasst werden können. Der die dritten Rippen verbindenden Grenzleiste[1]) kommt somit eine wichtige Rolle bei der Entstehung

[1]) Es sei hier auch darauf verwiesen, dass das Manubrium der Säugetiere durch die mediane Vereinigung des 1., 2. und eventuell auch des 3. Rippenpaares geliefert wird. — Paterson weist darauf hin, dass die Synchondr.

von Asymmetrien zu. Ihr Verlauf — und damit jener der Synchondr. sternal. — hängt naturgemäss von der gegenseitigen Stellung der dritten Rippen ab; sie wird auf jener Seite höher stehen, auf welcher auch die dritte Rippe höher steht — gleichgültig, ob dies — wie nach Helms Annahme stets sein müsste — die Seite des Defektes (z. B. Figur 14), oder aber die gerade entgegengesetzte ist (wie bei Figur 13; hinsichtlich Fig. 16 vgl. das Spätere).

Das vicariierende Eintreten der die dritten Rippen verbindenden Querleiste für die zwischen den zweiten Rippen befindliche, normalerweise der Synch. stern. entsprechende Leiste ist also ein Ausfluss der Tendenz zur Schaffung eines normal grossen Manubrium sterni. Wir beobachten daher auch dieses vicariierende Eintreten in jenen Fällen, in welchen die Bildung des Manubrium den ersten zwei Rippen allein nicht möglich wäre; sei es, dass die ersten Rippen rudimentär entwickelt (z. B. Figur 13), oder mit den zweiten verschmolzen sind (Figur 14, hier kommt aber auch die rudimentäre Entwickelung der linken ersten Rippe in Betracht); in letzterem Falle sind nämlich fast immer die medialen Teile dieser miteinander verschmolzenen Rippen zusammen sichtlich kleiner als es ihrer normalen Ausbildung entspricht, es liegt also auch hier rudimentäre Entwickelung vor. Dass diese Auffassung die richtige ist, dafür spricht gerade der Fall der Figur 14. Wären nur „geänderte Zug- und Spannungsverhältnisse“ für die Verlaufsrichtung des unteren Randes des Manubrium massgebend, so wäre nicht einzusehen, warum dieser Rand nicht zwischen den zweiten Rippen gelegen ist, denn beide sind vorhanden, beide treten symmetrisch an das Sternum

sternal. beim Gibbon normaler Weise zwischen den 3. Rippenknorpeln verläuft; beim Gorilla ist dies häufig, beim Orang und Chimpanse manchmal der Fall - Verhältnisse, die im Hinblick auf die erörterten Asymmetrien von Interesse sind.

heran, und nur die eine ist mit der ersten Rippe verschmolzen[1]). Wäre aber die Querleiste zwischen den zweiten Rippen thatsächlich erhalten geblieben, so wäre das Manubrium abnorm klein geworden. — Ganz im Einklange mit dieser Annahme steht es aber, wenn die Synchondr. stern. in einzelnen Fällen — wie z. B. auch bei dem von Helm — trotz (einseitiger) rudimentärer erster Rippe und Verbindung der Knorpelenden der beiden ersten Rippen an normaler Stelle steht: In diesen Fällen sind sowohl eine erste als auch beide zweite Rippen so gut entwickelt, und die letzteren überdies den ersten gegenüber so gut gestellt (d. h. nicht abnorm genähert), dass ihre medialen Teile ein annähernd normal grosses Manubrium zu liefern vermögen; die Verlaufsrichtung seines unteren Randes hängt dann von der gegenseitigen Stellung der zweiten Rippen ab; naturgemäss wird jene Rippe, deren Knorpel mit dem der über ihr befindlichen Rippe verbunden ist, höher stehen, als die der anderen Seite.

Diese Einstellungsart der zweiten Rippen ist offenbar gleichfalls von Einfluss: Die Querleiste zwischen den zweiten Rippen schwindet (oder wird vielleicht überhaupt nicht ausgebildet), wenn diese Rippen, mit den ersten verschmelzend, zu hoch (Figur 14), oder aber mit der dritten Rippe sich vereinigend, zu tief zu liegen kommen, und ausserdem auf diese Weise den Sternalleisten gegenüber, gar nicht mehr als selbständige Gebilde auftreten. Dass die letzterwähnte Verschmelzung der zweiten mit der dritten Rippe gleichfalls das vicariierende Eintreten der Querleiste zwischen den dritten Rippen zur Folge hat, erhellt aus den Verhältnissen im Falle der Figur 17. Hier sind auf der rechten Seite die Knorpel der dritten und zweiten Rippe miteinander verschmolzen und durch einen Knorpelstreif mit der ersten Rippe verknüpft; links dagegen sind diese Knorpel frei; die Gesamtbreite der

1) Ebensowenig wäre einzusehen, warum im Falle der Figur 13, wo beiderseits rudimentäre erste, aber normale zweite Rippen vorhanden sind, die Synch. stern. zwischen den dritten Rippen sich findet.

3 ersten Rippenknorpel rechts ist dabei nicht kleiner als links, sondern um ca. 1/2 cm grösser; doch steht der zweite rechte Knorpel tiefer, der dritte höher als links. Manubrium und Corpus bilden einen einheitlichen Knochen; es lässt sich aber an ihm noch die früher bestandene Trennungslinie erkennen: sie verlief zwischen den dritten Rippenknorpeln, also von rechts oben nach links unten; das Manubrium war infolgedessen asymmetrisch (in seiner rechten Hälfte kleiner), aber grösser als das Corpus sterni; letzteres erscheint übrigens nach rechts unten hin verschoben, sein linker unterer Seitenrand ist unregelmässig gezackt und er trägt den Proc. xiphoideus[1]. Infolge dieser Schiefstellung des Corpus sterni ist für die siebente linke Rippe an ihm kein Platz mehr vorhanden, sie legt sich daher dem Seitenrande des Proc. xiphoideus an.

Die Asymmetrie der beiden Brustbeinhälften ist in diesem Falle darauf zurückzuführen, dass die Rippen der rechten Seite (wenigstens die drei oberen) enger aneinander gedrängt waren als linkerseits, demnach die Anbildungsfläche für das Sternum auf dieser Seite gleichfalls kleiner war. Im Gegensatze hierzu kann eine asymmetrische Vergrösserung einer Brustbeinhälfte (oder natürlich auch eventuell eine symmetrische Vergrösserung des Brustbeinhandgriffes) dadurch zustande kommen, dass diese Anbildungsfläche grösser wird, und zwar durch eine bis zum Sternum reichende Halsrippe, die dann gleichfalls zur Bildung des Manubrium sterni beiträgt. Dies sehen wir z. B. in Figur 1 auf der rechten Seite; ebenso in Figur 2, wo der Grössenunterschied durch das Vorhandensein einer sternalen Halsrippe rechts und einer rudimentären ersten Rippe links bedingt wird; auch in Figur 7 ist die linke Handgriff-Seite durch das sternale Halsrippenrudiment etwas vergrössert.

---

1) Weitere Anomalien (wie namentlich die Gestaltung des oberen Randes des Manubrium sterni, die Stellung der Rippen u. a.) sollen hier nicht näher geschildert werden; sie sind auf der Figur deutlich sichtbar.

Die erörterten[1]) Asymmetrien des Brustbeins scheinen mir in dieser Weise am einfachsten erklärbar zu sein. Neben dem Moment der Vergrösserung (Halsrippen), beziehungsweise der Verkleinerung (rudimentäre erste Rippen) der Anbildungsfläche ist vor allem die Art der Einstellung der Synch. stern. — in die Verbindungslinie zwischen den zweiten oder dritten Rippen — zu berücksichtigen. Die Ursache des vicariierenden Eintretens der letzterwähnten Verbindungslinie für diejenige zwischen den zweiten Rippen lässt sich nicht ermitteln; wir können einerseits nur ihren Effekt konstatieren: Die Schaffung eines genügend grossen Brustbein-Handgriffes und andererseits wahrnehmen, dass die Einstellung der Synch. stern. zwischen den zweiten Rippen stets unterbleibt, wenn hierdurch ein abnorm kleines Manubrium geschaffen würde. Es liegt hier ein Correlationsverhältnis vor, wie es bei der Bildung von Organen vielfach eine — uns seinem Wesen nach unbekannte — Rolle spielt[2]).

---

[1]) Natürlich können auch durch Anomalien der Verknöcherung Asymmetrien entstehen. Diese bleiben hier ausser Betracht.

[2]) Zwei in der Litteratur mitgeteilte Fälle wären in dieser Hinsicht sehr lehrreich — wenn die Autoren in ihrer Deutung übereinstimmten. Dwight und Bolk haben nämlich je einen Fall beschrieben, bei welchem von Wirbel 7 bis zum Sternum reichende Rippen, die ganz ersten Brustrippen gleichen, ausgehen. Bolk erklärt auch, dass hier eine Halswirbelsäule mit nur 6 Wirbeln vorliegt und Wirbel 7 der erste Brustwirbel ist. Dwight spricht sich jedoch nicht so entschieden aus, da man ja auch annehmen könne, es sei in diesem Falle eine Halsrippe vorhanden. Im Sternum nun verläuft die Synch. stern. in beiden Fällen zwischen den zweiten, zum Brustbein tretenden Rippen; diese sind aber, wenn man Wirbel 7 als Halswirbel auffasst, in Wirklichkeit die ersten Brustrippen. Ist diese Deutung richtig, so wäre bewiesen, dass die Scheidung des Brustbeins in Handgriff und Körper ohne Rücksicht auf die Art der zu ihm tretenden Rippen an jener Stelle erfolgt, durch welche eine der Norm entsprechende Grenze gesetzt wird — ganz entsprechend der obigen Annahme, dass eine Tendenz besteht, ein annähernd normal grosses Manubrium sterni zu entwickeln.

Während der Drucklegung dieser Zeilen lernte ich bei einem Besuche des anatomischen Museums in Innsbruck zwei in dieser Hinsicht wichtige

In ganz atypischer Weise sehen wir nun die Synch. stern. im Falle der Figur 16 verlaufen, nämlich von der zweiten Rippe rechts zur dritten links. Hier aber ist die zweite linke Rippe rudimentär entwickelt, sie hat sich an der Bildung der Sternalleiste wahrscheinlich überhaupt nicht beteiligt, und die sonst das Sternum teilende Querlinie musste aus diesem Grunde zu einer schiefen werden, die von der normalen Stelle rechts zur dritten Rippe links zieht; wäre sie zur ersten Rippe verlaufen,

---

Objekte kennen, die ich – mit freundlicher Erlaubnis H. Prof. Hochstetters — hier kurz schildern will.

Bei dem ersten (Mus.-Präp. Nr. 1296, 57jähr. Mann) trägt der siebente Wirbel zwei bis zum Brustbeine reichende Rippen; ausser diesen sind noch zwölf weitere Rippenpaare vorhanden, von welchen die vorletzten 17, die letzten 6 cm lang sind. Es kann in diesen Falle keinem Zweifel unterliegen, dass der siebente Wirbel ein Halswirbel ist, und dass die von ihm ausgehenden Rippen als Halsrippen, die vom achten Wirbel ausgehenden dagegen als erste Brustrippen aufzufassen sind; wenn die letzteren Charaktere der zweiten Brustrippen aufweisen, so ist das — nach dem früher Gesagten — nur eine Folge der guten Ausbildung der Halsrippen. Die Synchondr. stern. befindet sich nun unterhalb der Verbindungslinie der Knorpelenden dieser Rippen, so dass die vom neunten Wirbel ausgehenden, also zweiten Brustrippen bereits am Seitenrande des Corpus sterni ihren Ansatz finden. Das Manubrium sterni wurde also in diesem Falle von den Hals- und von den ersten, nicht auch von den zweiten Brustrippen gebildet. Nur so war es eben möglich die normalen Grössenverhältnisse zwischen Manubrium und Corpus sterni zu schaffen. Ohne Rücksicht auf die Art der zur Sternalleiste tretenden Rippen (Hals- und Brustrippen) hat sich also die Grenzlinie zwischen Manubrium und Corpus dort eingestellt, wo sie ein annähernd normal grosses Manubrium begrenzen konnte.

Erfolgte diese Einstellung hier an einer der Norm gegenüber höheren Stelle, so trat sie bei dem zweiten Objekte (Mus.-Präp. Nr. 1306, 35—38jähr. Mann) tiefer als sonst, nämlich zwischen den Ansatzstellen der zweiten und dritten Rippen am Sternum ein. Nun sind hier aber die ersten Rippen so defekt, dass sie sich nicht in normaler Weise an der Bildung des Brustbeinhandgriffes beteiligen konnten. Sollte also das Manubrium annähernd normale Grösse erlangen, so musste die Grenzlinie zwischen ihm und dem Corpus sterni tiefer als sonst rücken, wie dies auch in der That eintrat. — Bei beiden Objekten verläuft die Synchondr. sternalis in schiefer Richtung, und zwar von rechts oben nach links unten. Dies hängt offenbar damit zusammen, dass die Zahl der zum Brustbeine tretenden Rippen auf den beiden Körperseiten eine ungleiche ist (rechts 8, links 7). Solche Asymmetrien der Rippenansätze hat Markowski an einem reichhaltigen Materiale näher untersucht.

so wäre das Manubrium zu klein geworden. Aus dem Umstande, dass sie nicht zur normalen Stelle links zieht — was ja, trotz Nichtvorhandensein des zweiten linken Rippenknorpels denkbar ist — dürfen wir, übrigens gestützt auf zahlreiche entsprechende Beobachtungen, schliessen, dass diese Grenzlinie immer nur zwischen wirklichen vorhandenen sternalen Rippenenden angelegt wird. — In dem zweiterwähnten Falle mit rudimentärer zweiter Rippe (Mus.-Präp. Nr. 2067) war, wie erwähnt wurde, wahrscheinlich ein, wenn auch nur mangelhaft ausgebildeter zweiter Rippenknorpel vorhanden. Hier verlief auch, wie wir aus den seitlichen Fugen zwischen Manubrium und Corpus sterni ersehen können, die Synchondr. stern. zwischen den beiderseitigen zweiten Rippenknorpeln.

IV. Massverhältnisse der Wirbelsäule.

Für die Erörterungen des allgemeinen Teiles dieser Arbeit wurden nicht bloss die bis jetzt geschilderten Varietäten des Rumpfskeletes verwertet, sondern auch alle jene, die sich überhaupt in der Sammlung unseres Institutes vorfinden. Die Untersuchung erstreckte sich hierbei nicht bloss auf die Varietäten als solche, sondern es wurden auch die Massverhältnisse der Wirbelsäule berücksichtigt, um festzustellen, ob die Proportionsverhältnisse der letzteren bei Varietäten andere sind als in der Norm.

Nun handelte es sich bei den Varietäten fast durchwegs um macerierte Objekte; der Vergleich konnte daher gleichfalls nur mit macerierten Normal-Wirbelsäulen durchgeführt werden. Zu diesem Zwecke mussten erst die Masse der normalen macerierten Wirbelsäule festgestellt werden. Denn, was in der Litteratur an Angaben hierüber vorliegt, bezieht sich fast ausschliesslich — und aus guten Gründen — auf die noch nicht mace-

rierte Wirbelsäule. Im übrigen sind diese Bestimmungen auch nicht sehr zahlreiche und sie beziehen sich ausserdem nur auf den freien Teil der Wirbelsäule, also nicht auch auf das Kreuz- und Steissbein. Ich weise hier nur auf Aeby, Ravenel und Moser hin. Der letzterwähnte Autor hat eine Tabelle zusammengestellt, welche die Beziehung zwischen der Körperlänge[1]) und dem freien Teile der Wirbelsäule veranschaulicht; sie zeigt ziemlich schwankende Verhältnisse, was offenbar davon abhängt, dass die Zahl der untersuchten Fälle zu klein war, um annähernd genaue Mittelzahlen ermitteln zu lassen. — Von besonderer Wichtigkeit ist eine Arbeit Toldts, der Angaben über die Gesamtlänge des Skeletes in den einzelnen Lebensjahren macht, und auch die Geschlechtsunterschiede berücksichtigt.

Meine Angaben beziehen sich also durchwegs auf bereits macerierte Objekte. Sicherlich sind Ermittelungen am noch nicht macerierten, feuchten Objekte wertvoller, da nur sie genaue Resultate ergeben können. — Indessen handelt es sich hier nur um einen Vergleich zwischen normalen und abnormalen Rumpfskeleten; beide mussten daher in gleichem Zustande untersucht werden, damit die mit der in diesem Falle allein möglichen Messungsmethode verbundenen Fehler beide gleichmässig beträfen. Selbstverständlich wurde übrigens gestrebt, die durch die Maceration bedingten, die Messung beeinflussenden ungünstigen Momente (wie ungenaue Wiedergabe der Krümmung der einzelnen Teile der Wirbelsäule, Abstand der Wirbelkörper voneinander[2]) u. dergl.) möglichst zu vermeiden. So ist die Bedeutung dieser Fehlerquellen nur sehr gering zu veranschlagen, besonders, wenn es sich, wie hier, nur darum handelt, Ver-

1) Die Beziehungen, die zwischen Körperlänge einerseits und andererseits dem Lebensalter, der Stamm-, Arm-, Beinlänge u. a. m. bestehen, hat Pfitzner untersucht.

2) Dieser ist so bestimmt, als ob die Zwischenwirbelscheiben noch vorhanden wären; es handelt sich also um die Höhe der Wirbelkörper + Zwischenwirbelscheiben.

hältniszahlen zu ermitteln, wie es sich in der That auch zeigt (wie die Tabellen lehren), dass die ermittelten Zahlen eine ganz auffällige Übereinstimmung aufweisen.

Ganz abgesehen von dem speziellen Zwecke dieser Arbeit, behalten übrigens diese Ermittelungen ihren Wert für macerierte Objekte bei; aus diesem Grunde sind sie zum Teile auch über den erwähnten speziellen Zweck (des Vergleiches) hinaus weiter ausgedehnt worden, wie aus der folgenden Darstellung hervorgeht.

In den beistehenden Tabellen 3 und 4 wurden die Beziehungen zwischen Skelethöhe und Wirbelsäulenhöhe[1]) (d. i. der direkten vertikalen Entfernung zwischen dem oberen Rande des Atlas und der Steissbeinspitze), sowie der Höhe des freien Teiles der Wirbelsäule (d. i. der direkten vertikalen Entfernung zwischen oberem Rande des Atlas und des Kreuzbeines), festgestellt; in einigen Fällen, bei welchen das Kreuz- oder das Steissbein nicht vollkommen intakt war, konnte nur

Tabelle 3. Skelethöhe und Wirbelsäulenhöhe. Weiber.

Mus.-Präp. Nr.	Alter (Jahre)	Skelethöhe	Höhe der ganzen Wirbelsäule	Verhältnis zwischen Skelet- und ganzer Wirbelsäulenhöhe	Höhe der ganzen Wirbelsäule bei Skelethöhe=100	Höhe des freien Teiles der Wirbelsäule	Verhältnis zwischen Skelethöhe und Höhe des freien Teiles der Wirbelsäule	Höhe des freien Teiles der Wirbelsäule bei Skelethöhe=100
2281	12	114	45	2,5	39,5	34,5	3,2	30
4495	"	132	49	2,6	37	40	3,3	30
957	14	152,5	49	3,1	32,2	40	3,7	26,2
1556	18	158	63	2,5	39	49,5	3,1	31,3
1572	21	152	60	2,5	39,5	47	3,2	30,9
1602	"	159	67,5	2,3	42,4	53	3	33,3
2840	22	144	55	2,8	38	44	3,2	30,5
2471	30	149	61	2,4	40,9	48,5	3	32,5
573	37	156	63	2,4	40,5	49,5	3,1	31,7
2068	Unbekannt	160	65	2,4	40,7	52,5	3	32,8
4496	"	144	61,5	2,3	42,4	47,5	3	32,9

1) Nicht zu verwechseln mit der durch das aufgelegte Bandmass ermittelbaren, in später folgenden Tabellen berücksichtigten Wirbelsäulenlänge.

Tabelle 4. Skelethöhe und Wirbelsäulenhöhe. Männer.

Mus.-Präp. Nr.	Alter (Jahre)	Skelethöhe	Höhe der ganzen Wirbelsäule	Verhältnis zwischen Skelet- und ganzer Wirbelsäulenhöhe	Höhe der ganzen Wirbelsäule bei Skelethöhe=100	Höhe des freien Teiles der Wirbelsäule	Verhältnis zwischen Skelethöhe und Höhe des freien Teiles der Wirbelsäule	Höhe des freien Teiles der Wirbelsäule bei Skelethöhe=100
2103	9	101	—	—	—	32,3	3,1	32,1
2061	13	125	46	2,7	36,8	36	3,4	28,8
2591	14	130	46	2,8	35,5	35,5	3,6	27,2
2104	15	149	57	2,6	38,2	44	3,3	29,5
2283	16	146	55	2,6	37,6	41	3,5	28,08
2284	„	146	60	2,4	41,9	46,5	3,1	31
1552	„	155	56,5	2,7	36,4	45,5	3,4	29,3
2593	„	157	61	2,5	38,8	48,5	3,2	30,8
4674	„	163,5	65,5	2,4	40,6	49	3,3	29,9
2594	17	145	55	2,6	37,9	42,5	3,4	29,3
2156	„	148	58	2,5	39,1	43,5	3,4	29,3
2063	„	158,5	61	2,5	38,4	47	3,3	29,6
2062	„	152	—	—	—	45	3,3	29,6
2286	18	141	53,5	2,6	37,9	40	3,5	28,3
2064	„	150	60	2,5	40	46	3,2	30
2065	„ (Zigeuner)	150	60	2,5	40	47	3,1	31,3
4444	18	155	62	2,4	40	50,5	3,06	32,6
2285	„	160	58,5	2,7	36,5	45,5	3,5	28,3
359	„	161	63	2,5	39	49,5	3,2	30,7
2105	„	144	—	—	—	40	3,6	27,7
2595	„ (Slovake)	154	—	—	—	47,5	3,2	30,8
2597	19	144	52	2,7	36,1	41	3,5	28,4
2066	„	147,5	54	2,7	36,6	39,5	3,7	26,7
372	„	149,5	56	2,6	37,4	42,5	3,5	28,4
1280	„ (O.-Österreich.)	160,5	63	2,5	39,2	46,5	3,4	28,9
2596	19	145	—	—	—	47	3	32,4
4497	„	147,5	—	—	—	43,5	3,4	29,3
2287	20	139,5	50	2,7	35,8	39	3,5	27,9
1905	„ (Zigeuner)	149	60	2,4	40,2	47	3,1	31,5

Mus. Präp. Nr.	Alter (Jahre)	Skelethöhe	Höhe der ganzen Wirbelsäule	Verhältnis zwischen Skelet- und ganzer Wirbelsäulenhöhe	Höhe der ganzen Wirbelsäule bei Skelethöhe=100	Höhe des freien Teiles der Wirbelsäule	Verhältnis zwischen Skelethöhe und Höhe des freien Teiles der Wirbelsäule	Höhe des freien Teiles der Wirbelsäule bei Skelethöhe=100
572	20	183	71,5	2,5	39	55,5	3,2	30,3
2598	20 (angeblich 20 J.)	155	63	2,4	40,6	49,5	3,1	31,9
4493	„ (Slovake)	171	—	—	—	50	3,4	29,2
2288	21	145	—	—	—	47	3	32,4
457	23	169	65	2,6	38,4	52	3,2	30,7
1878	24	159	66,5	2,3	41,8	45,5	3,4	28,6
993	„ (Zigeuner)	156,5	66	2,3	42,1	50	3,1	31,9
1904	24	174	66,5	2,5	38,1	53,5	3,2	30,7
1906	27 (Zigeuner)	166	—	—	—	52,5	3,1	31,6
2471	30	149	61	2,4	40,9	48,5	3	32,5
664	„	187	75	2,4	40,1	59	3,1	31,5
2289	32 (Tiroler)	150	62	2,4	41,3	48	3,1	32
2972	33 (Italiener)	168,5	69	2,4	40,9	55,5	3	32,3
2197	33 (Zigeuner)	166	68	2,4	40,9	55,5	2,9	33,4
4656	34 (Zigeuner)	153	60,5	2,5	39,5	49	3,1	32
2600	38 (Zigeuner)	158	66	2,3	41,7	52,5	3	33,2
2290	39	175	67	2,5	38,2	52	3,3	29,7
4654	41	163	62,5	2,6	38,3	49	3,3	30
4660	53	164	66	2,4	40,2	52	3,1	32,9
4438	54	171,5	—	—	—	54	3,1	31,4
1787	56	158	61,5	2,5	38,9	46,5	3,3	29,4
4661	66	161	67,5	2,3	41,9	52	3	32,2
4688	(Unbekannt)	165,5	64,5	2,5	38,8	51	3,2	30,8
2599	„	174,5	68	2,5	38,8	55	3,1	31,5
3824	„	180	70	2,5	38,8	54,5	3,3	30,2
2067	„	183	77	2,3	42	59,5	3	32,5
4494	„ (Zigeuner)	156	—	—	—	48	3,2	30,7
2601	(Unbekannt) (Zigeuner)	166	64,5	2,5	38,8	52,5	3,1	31,5

die Höhe des freien Teiles der Wirbelsäule bestimmt werden. Gemessen wurden 68 Skelete, davon 57 männliche, 11 weibliche; die Altersgrenzen waren 9 und 66 Jahre; von einigen Skeleten lag keine bestimmte Altersangabe vor, doch stammten sie sämtlich von bereits erwachsenen Individuen her. Was den anthropologischen Charakter des Materials betrifft, so entstammt es, soweit keine besondere Angabe in den Tabellen vorliegt, der slavischen (tschechischen) Bevölkerung des Landes Böhmen.

Um nun die Beziehung zwischen Skelet- und Wirbelsäulenhöhe möglichst klar festzustellen, wurden bei jedem Skelete vier Verhältniszahlen bestimmt: Die erste giebt das direkte Verhältnis zwischen jenen Höhen an, also jene Zahl, mit der die Wirbelsäulenhöhe multipliziert werden muss, um die Skelethöhe[1]) zu erhalten; die zweite giebt die Höhe der Wirbelsäule an, wenn die Skelethöhe = 100 gesetzt wird; und die gleichen Verhältniszahlen wurden auch für die Höhe des freien Teiles der Wirbelsäule bestimmt.

Die Tabelle 4 enthält, wie man sieht, nicht bloss Vertreter verschiedener Altersklassen — leider aber keine von den ersten Lebensjahren —, sondern es sind auch von einzelnen Jahrgängen zahlreiche Vertreter vorhanden (z. B. von 16, 18 und 19 Jahren). Entsprechend den individuellen Schwankungen der Skelethöhe schwanken auch die Verhältniszahlen in den einzelnen Altersklassen nicht unbedeutend; dies ist z. B. bei den Sechzehnjährigen der Fall, bei welchen das zuletzt angeführte Skelet von einem wahren Riesen herrührt; die Differenz zwischen dem niedrigsten und höchsten Skelet dieser Altersklasse beträgt hier 17,5 cm; während aber bei dem höchsten Skelete die ganze Wirbelsäulenhöhe bedeutender ist, als bei dem nächst niederen (und zwar um 6,5 cm), ist die Höhe des freien Teiles seiner Wirbelsäule absolut nur um ganz weniges ($^1/_2$ cm) grösser, relativ

[1]) Freilich nicht ganz genau, da bei den Verhältniszahlen, der Einfachheit halber, nur eine Decimale angegeben wurde.

(bezogen auf Skelethöhe = 100) sogar direkt kleiner (30,8, 29,9); Kreuz- und Steissbein sind eben bei diesem Skelete absolut und relativ grösser als bei den übrigen, das Plus an Wirbelsäulenhöhe kommt also vorwiegend auf deren Rechnung. Solche spezielle Verhältnisse sind in jedem Einzelfalle wohl zu beachten.

Verlegen wir den Abschluss der Verknöcherung der Wirbel in das 25. Lebensjahr, so zeigt die Tabelle 4, dass bis zu diesem Alter eine allmähliche Zunahme der Wirbelsäulenhöhe statthat. Berechnen wir die Mittelzahlen aus den Fällen von 16 (ohne den Riesen), 18, 20 und 24 Jahren, so beträgt, bei Skelethöhe = 100, die Höhe der ganzen und die des freien Teiles der Wirbelsäule

	ganze Säule		freier Teil
bei den Skeleten von 16 Jahren:	38,6,	beziehungsweise	29,7,
,, ,, ,, ,, 18 ,,	38,6,	,,	29,5,
,, ,, ,, ,, 20 ,,	38,9,	,,	30,1,
,, ,, ,, ,, 24[1]) ,,	40,1,	,,	31,3.

Ein allmähliges Ansteigen der Zahlen tritt hier unverkennbar hervor.

Sehr wechselnd sind — entsprechend den individuellen Schwankungen — die gleichen Zahlen nach Abschluss des Knochenwachstums. Ermittelt man aber die Mittelzahlen aus sämtlichen Fällen, wobei man also den Einfluss individueller Variationen nach dieser oder jener Richtung möglichst ausschaltet, so erhält man

für die Fälle bis 24 Jahren (einschliesslich)

als Mittelzahl für die ganze Wirbelsäule: 38,7,
,, ,, ,, den freien Teil derselben: 29,7;

für die Fälle über 24 Jahre

als Mittelzahl für die ganze Wirbelsäule: 40,3,
,, ,, ,, den freien Teil derselben: 31,4.

[1]) Diese Altersklassen wurden aus der Tabelle deshalb gewählt, weil sich von ihnen mehrere Fälle vorfinden, daher Mittelzahlen aus ihnen gewinnen lassen.

Bei Skelethöhe = 100 beträgt also die Höhe der ganzen macerierten Wirbelsäule im Durchschnitte bis etwa zum 25. Lebensjahre nicht ganz zwei Fünftel, darüber hinaus etwas mehr als $^2/_5$ der Skelethöhe; die Höhe des freien Wirbelsäulenteiles dagegen erreicht nicht ganz ein Drittel der Skelethöhe und ist gleichfalls nach Abschluss der Ossifikation etwas grösser als vorher.

Setzt man die Skelethöhe nicht gleich 100, sondern vergleicht ihr absolutes Mass mit demjenigen der Wirbelsäule, so ergeben sich als Mittelzahlen

bei den 16jährigen (ohne den Riesen) für die Skelethöhe 151,
für die ganze Wirbelsäule 58,1,
„ den freien Teil derselben 45,3;
bei den 18jährigen für die Skelethöhe 151,4,
für die ganze Wirbelsäule 59,0,
„ den freien Teil derselben 45,0;
bei den 20jährigen für die Skelethöhe 159,5,
für die ganze Wirbelsäule 61,1,
„ den freien Teil derselben 48,2;
bei den 24jährigen für die Skelethöhe 165,2,
für die ganze Wirbelsäule 66,2,
„ den freien Teil derselben 51,7;
für alle Fälle über 24 Jahren für die Skelethöhe 164,5,
für die ganze Wirbelsäule 66,4,
„ den freien Teil derselben 52,3.

Auch aus diesen Zahlen geht naturgemäss das oben charakterisierte Verhalten hervor, welches eine Berichtigung des bisher angenommenen Verhältnisses darstellt.

Soweit sich dies aus Tabelle 3 feststellen lässt, liegen auch beim weiblichen Geschlechte die gleichen Beziehungen vor; doch bedarf dies noch genauerer Untersuchungen, da mir nur 11 weibliche Skelete (gegenüber 57 männlichen) zur Verfügung standen.

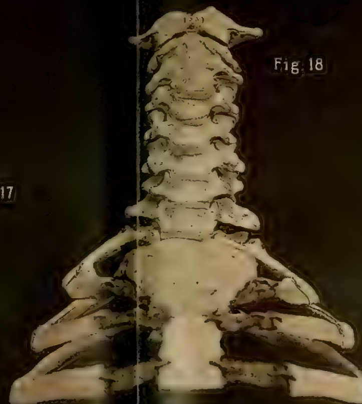
Auch über eventuelle Änderungen dieser Beziehungen in Fällen mit abnormer Wirbelzahl vermag ich keine genauen Angaben zu machen, da in Tabelle 4 nur fünf solcher Fälle[1]) enthalten sind, und zwar die Mus.-Präp. Nr. 4444 (18 jähr.), 372 (19 jähr.), 1878 (24 jähr.) und 4688 (unbekannten Alters), bei welchen 13 Brustwirbel und Mus.-Präp. Nr. 2063 (17 jähr.), bei welchem 6 Lendenwirbel vorhanden sind; in Tabelle 3 besitzt Mus.-Präp. Nr. 2068 13 Brust- und 4 Kreuzwirbel. Nur bei einem von diesen Fällen, nämlich bei dem zuerst genannten, zeigt sich eine Beeinflussung der erörterten Beziehung zwischen Skelethöhe und Wirbelsäule durch die abnorme Wirbelzahl, insofern als die Höhe der ganzen Wirbelsäule, sowie ihres freien Teiles, relativ bedeutender sind; in den übrigen Fällen aber lässt sich diese Beeinflussung nicht nachweisen, ja man kann ihnen sogar aus den Tabellen normale Fälle an die Seite stellen, welche trotz gleicher oder annähernd gleicher Skelethöhe eine relativ höhere Wirbelsäule besitzen. Der Besitz eines Mehr an Wirbeln braucht daher die hier besprochene Beziehung nicht zu ändern, ja nach den hier angeführten Fällen scheint das sogar die Regel zu sein. Doch wären zur endgültigen Feststellung dieses Umstandes ausgedehntere Untersuchungen notwendig.

Für die Feststellung eventueller Rassen-Unterschiede ist die Zahl der nicht-böhmischen Skelete zu klein; an den in der Tabelle enthaltenen lassen sich derartige Unterschiede nicht nachweisen.

Reichlicher ist das Material, das mir zur Prüfung der Beziehung zwischen der (mit dem aufgelegten Bandmasse abgenommenen) Länge der Vorderfläche der Wirbelsäule und derjenigen ihrer einzelnen Abschnitte zur Verfügung stand; denn für diesen Zweck konnten, neben ganzen Skeleten, auch noch die in der Musealsammlung befindlichen Rumpfskelete verwendet

[1]) Bei der Berechnung der früher angeführten Mittelzahlen für die Norm wurden diese Fälle ausser Acht gelassen.







Crayondruck von J. B. Obernetter, München

Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden.

werden. Es wurden insgesamt 108 Wirbelsäulen, davon 78 mit normaler und 30 mit abnormer Wirbelzahl untersucht; von den ersterwähnten waren 60 männlich, 18 weiblich; von den anderen 18 männlich, 12 weiblich. Die Altersgrenzen waren der neunte Lebensmonat und das 76. Lebensjahr. Die Herkunft ist dieselbe wie bei den früher angeführten Objekten [1]); die nicht der Landesbevölkerung entstammenden, also anthropologisch andersartigen Objekte sind in einer eigenen Tabelle (6) vereinigt; zwei von ihnen (Nr. 47 und 48) sind den Varietäten beizuzählen.

Eine Übersicht über die gefundenen Masse der Wirbelsäule und ihrer einzelnen Teile (soweit die letzteren vorhanden waren) bei den männlichen Rumpfskeleten mit normaler Wirbelzahl geben die Tabellen 5 und 6; sie führen, ausser den Massen, auch eventuelle Besonderheiten der Objekte an, wie Halsrippen, abnorme Zahl der sternalen, ungleiche Längen der letzten Rippen u. dgl. [2]).

Betrachtet man zunächst die absoluten Grössen in Tabelle 5, so zeigt es sich, dass die einzelnen Teile der Wirbelsäule während der Entwickelung in verschiedenem Grade wachsen. Der Höhenzuwachs tritt an der Halswirbelsäule am geringsten zu Tage, er ist etwas bedeutender an der Brust-, und am bedeutendsten an der Lendenwirbelsäule; Kreuz- und Steissbein unterliegen bekanntlich grossen individuellen (und geschlechtlichen) Unter-

[1]) Da die Herkunft nicht bei allen Rumpfskeleten genau angegeben ist, so ist es möglich, dass einzelne, hier nicht besonders angeführte, nicht der slavischen (tschechischen) Landesbevölkerung entstammen, sondern anderer, z. B. deutschböhmischer Herkunft sind. Es handelt sich aber gewiss nur um sehr wenige Fälle — wenn überhaupt solche in den Tabellen (ausser Tabelle 6) enthalten sind. — Leider ist auch unter diesem Materiale nur eine sehr geringe Anzahl kindlicher Skelete vorhanden, so dass hier über das Wachstum in den ersten Lebensjahren keine Schlüsse gezogen werden können.

[2]) Die Zeichen: R, L, bzw. r und l bedeuten hierbei rechts und links; R_{11}, R_{12} und R_{13} bedeutet 11.—13. Rippe; die einzelnen Teile der Wirbelsäule sind mit ihrer lateinischen Bezeichnung benannt.

Tabelle 5. Männliche Rumpfskelete mit normaler Wirbelzahl.

Nr.	Mus.-Präp. Nr.	Alter (Jahre)	Besondere Merkmale	Cerv.	Dors.	Lumb.	Sacr.	Cocc.	Gesamtlänge.
1	2103	9		6,5	16,5	10	8	—	—
2	868	12		8,5	20,5	13	9,5	—	—
3	2061	13		9	18,5	11	8	2,5	49
4	2591	14		9	18,5	11,5	9	—	—
5	2104	15		9,5	23	14	11	2,5	60
6	2284	16		10	25	16	11	2	64
7	2593	„		9	26	15	11	2,5	63,5
8	1552	„		10,5	24,5	15,5	10,5	4	65
9	2062	17		9	24,5	15	10,5	—	—
10	2156	„		9,5	24	14,5	10,5	4	62,5
11	2594	„		9,5	21,5	13	10	2,5	56,5
12	2105	18		9	20	13	10	—	—
13	2064	„		10	23,5	14	11	3	61,5
14	2286	„		10	20	13	10,5	3	56,5
15	359	„		11	26,5	17	11	3	68,5
16	2285	„	R 8 sternale Rippen	9,5	25	16,5	12	4	67
17	2066	19		9	22	14	10,5	2,5	58
18	2597	„	L nur 6 stern. Rippen	10	20,5	13,5	10,5	2,5	57
19	2106	„		9,5	24	16	11	2,5	63
20	2596	„	R 8 sternale Rippen	9,5	26	15,5	10	—	—
21	4497	„		10	23,5	14	10,5	—	—
22	572	20		12	27,5	18,5	14	2,5	74,5
23	2287	„		9,5	19,5	14	8,5	3	54,5
24	2288	21		10	25,5	15,5	11	—	—
25	1904	24		11	29	19	12	3	74
26	378	„	Beiderseits Halsrippe	11	27	15	12	3	68
27	664	30	R_{12} r 12, L 6,5 cm	11,5	29,5	20	13	4,5	77,5
28	2290	39		11,5	27,5	18,5	11,5	3,5	72,5
29	3771	40	Wirbel 7 nicht vorhanden	ca. 12	29,5	18	12	1,5	ca. 73
30	2067	„	L 2. Rippe rudimentär	12,5	31,5	18,5	13,5	3	79

Nr.	Mus.-Präp. Nr.	Alter (Jahre)	Besondere Merkmale	Cerv.	Dors.	Lumb.	Sacr.	Cocc.	Gesamtlänge.
31	2732	47	L 2. Rippe rudimentär	11,5	27,5	18	11,5	2,5	71
32	2232	48	Beiderseits Halsrippe	12	27,5	15,5	11	3	69
33	1787	56		10,5	23	18	10,5	4,5	66,5
34	466	66	1. Steisswirbel mit dem Sacr. verwachsen.	12,5	27,5	16,5	12 (13,5)	4 (2,5)	72,5
35	2752	70	L_5 l sacral. Charakt.	11	26	14,5	10,5	3,5	65,5
36	3407	76	12. Rippen festgewachsen.	11,5	26	15	12	3	67,5
37	2598	angeblich 20	Beiderseits Halsrippe	11	25,5	17	11,5	2,5	67,5
38	2599	Unbekannt	L_5 l sacral. Charakt., r 8 stern. Rippen	12	28	16,5	11,5	3	71
39	3824	"	Beiderseits Halsrippe	11,5	29	18	12,5	4	75
40	1813	"		10,5	27	15	11,5	—	—
41	4498	"	R_{12} r 11, l 10 cm	10	28,5	17	13,5	—	—
42	3741	"	Beiderseits Halsrippe	11	28	17	13,5	3,5	73
43	1519	"	C_7 D_{12} L_5 S_5; nur 11 Rippenpaare; R_{11} 14 cm; Wirbel 19 Brustwirbel, wenn auch ohne Rippen; L_5 l sacral. Charakt.	10,5	28	16	9	—	—
44	1025	"	R_{12} 13 cm	11	29	16	12	4,5	72,5
45	236	"	C_7 D_{12} L_5; 13 Rippenpaare; R_{12} r 17, l 16,5; R_{13} 4 cm	12	28,5	16	—	—	—

Tabelle 6. Männliche Rumpfskelete.

Nr.	Mus.-Präp. Nr.	Alter (Jahre)		Cerv.	Dors.	Lumb.	Sacr.	Cocc.	Gesamtlänge.
46	1280	19	Oberösterreicher, Halsrippe	10,5	25,5	16	12	5	69
47	2289	32	Tiroler, aus Nonsberg; 2. u. 3. Halswirbel miteinander verwachsen (siehe Text S. 573); Sacrum aus 4 Kreuz-, einem 6., nicht ganz assimilierten Lenden- und dem 1. Steisswirbel bestehend	10,5	25	17	11 (15)	5,5 (1,5)	69
48	2972	33	Italiener; C_7 D_{13} L_5 S_5; L_5 l assimiliert; R_{12} r 16,5, l 17,5; R_{13} r 3,5, l 4,5 cm	11	32,5	16	11,5	3	74
49	4674	16	Slovake (Drahtbind.)	11	25	17,5	12,5	5,5	71,5
50	2595	18	Slovake (Drahtbinder); zwischen 3. u. 4. Rippenknorpel ein Knorpelstreif	10	24,5	14,5	—	—	—
51	4493	20	Slovake (Drahtbind.)	10	26,5	16	12,5	—	—
52	2065	18	Zigeuner	10	24,5	14	12	2,5	63
53	1905	20	„	11	26	15	11	2	65
54	993	24	„	11	26,5	16	12,5	3,5	69,5
55	2197	33	„	12,5	29,5	18,5	10,5	—	—
56	4656	34	„	11	25,5	18	9,5	2,5	66,5
57	2600	38	Zigeuner, Halsrippen	11	26,5	17	11,5	3	69
58	4654	41	Zigeuner; 1 Steissw. l mit dem Sacr. verwachsen; 8 stern. Rippen	11	26	15,5	11,5	2,5	66,5

Nr.	Mus.-Präp. Nr.	Alter (Jahre)		Cerv.	Dors.	Lumb.	Sacr.	Cocc.	Gesamt-länge.
59	2601	Unbekannt	Zigeuner; r 8 stern. Rippen	11,5	26,5	16	11	3	68
60	4494	„	Zigeuner; Sacrum u. Steisswirbel zu einem Stücke verwachsen	9,5	24	16	13	—	—
61	2423	15	Neger; C_7 D_{12} L_5 S_5; 13 Rippenpaare; R_{12} r 9, 18; R_{13} r 1, l 2 cm	9,5	23	15	11	2,5	61
62	2602	19	Kru-Neger	10,5	24	15	10,5	3,5	63,5

schieden; im allgemeinen zeigen sie keine besonders grosse Längenzunahme. — Durch dieses verschiedene Wachstum der drei Abschnitte des freien Teiles der Wirbelsäule, kommt es, wie schon Aeby erkannte, während der Entwickelung ausser zur absoluten Höhenzunahme auch noch zu einer Änderung der Massverhältnisse der einzelnen Abschnitte der Wirbelsäule; der relativen Verkürzung der Halswirbelsäule geht eine Verlängerung der Lendenwirbelsäule parallel. — Wie aus der Tabelle 5 (und auch 6) ferner hervorgeht, zeigt der Halsteil beim Erwachsenen die geringsten Schwankungen; Brust- und Bauchteil dagegen zeigen bedeutendere Schwankungen, und zwar, wie schon Ravenel fand, in entgegengesetzter Richtung, so dass sich ihre Längen gegenseitig kompensieren. — Es scheint ferner, dass die Längenzunahme kurz vor Abschluss des Knochenwachstums, etwa zwischen dem 21. und 25. Lebensjahre, in etwas rascherem Tempo erfolgt als in den Jahren vorher.

Die absoluten Zahlen der Tabellen 5 und 6 lassen die gegenseitigen Beziehungen zwischen den einzelnen Abschnitten der Wirbelsäule naturgemäss nicht so leicht erkennen wie relative Verhältniszahlen, bei welchen die Wirbelsäulenlänge, bezw.

die Länge des freien Teiles der Wirbelsäule als einheitliche Grössen angenommen sind. Das Zahlenmaterial der beiden Tabellen ist daher auf Basis einer derartigen Grösse umgerechnet worden, und zwar ist für die Tabelle 7 und 8 die Wirbelsäulenlänge, für die Tabellen 9 und 10 die Länge des freien Teiles der Wirbelsäule mit 100 angenommen[1]).

Bei Betrachtung der einzelnen Kolonnen lässt sich das kompensatorische Verhältnis zwischen Brust- und Lendenabschnitt eicht erkennen.

Berechnet man die Mittelzahlen aus Tabelle 7, so findet man, dass bei Wirbelsäulenlänge = 100
auf den Halsteil 16, d. h. etwa $^1/_6$;
„ „ Brustteil 38, d. h. etwas mehr als $^1/_3$;
„ „ Lendenteil 23,2, d. h. nicht ganz $^1/_5$;
„ das Kreuzbein 16,9, d. h. etwa $^1/_6$ und
„ „ Steissbein 4,6, d. h. nicht ganz $^1/_{25}$ der ganzen Wirbelsäulenlänge (= 100) entfällt. Doch sind die Schwankungen der Steissbeinlänge sehr bedeutend, das beobachtete Maximum kann mehr als das Doppelte des Minimums (3,1—6,7) betragen, während die Differenz zwischen beobachtetem Minimum und Maximum der übrigen Wirbelsäulenabschnitte höchstens $^1/_4$ des Maximums beträgt.

Aus Tabelle 9 berechnet, erhält man, den freien Teil der Wirbelsäule = 100 gesetzt,
für den Halsteil etwa 20,6,
„ „ Brustteil „ 48,6,
„ „ Lendenteil „ 30,2, d. h. der Halsteil stellt etwa den fünften Teil, der Brustteil etwa die Hälfte, der Lendenteil etwa ein Drittel des freien Wirbelsäulenabschnittes dar[2]).

[1]) Da der Einfachheit halber auch hier nur eine Decimale angegeben ist, so ergibt die Summe der einzelnen Zahlenkolonnen nicht immer genau 100.

[2]) Die Zahlen stimmen sehr gut zu den von Aeby und Ravenel ermittelten, was ein Beweis dafür ist, dass die hier an macerierten Objekten ausgeführten Messungen der Genauigkeit und Verwertbarkeit nicht entbehren.

Tabelle 7. Länge der Wirbelsäule = 100.

	13 Jahre	15 Jahre	16 Jahre			17 Jahre		18 Jahre				19 Jahre			20 Jahre		24 Jahre		30 Jahre	39 Jahre	40 Jahre	47 Jahre	48 Jahre	56 Jahre	70 Jahre	76 Jahre
Cervic.	18,3	15,8	15,6	14,1	16,1	15,2	16,8	16	17,6	16	14,1	15,3	17,5	15	16,1	17,4	14,8	16,1	14,8	15,8	15,8	16,1	17,3	15,7	16,7	17
Dors	37,7	38,3	39	40,9	37	38,4	38	38,2	35,3	38,6	37	38	37,7	38	36,8	35,7	39,1	39,7	38	37,9	39,8	38,7	39,8	34,5	39,6	38,5
Lumb.	22,4	23,3	25	23,6	23,8	23,2	23	22,7	23	24	24,6	24,1	23,6	25,3	24,8	27,5	25,6	22	25,8	25,5	23,4	25,3	22,4	27	22,1	22,2
Sacr.	16,3	18,3	17,1	17,6	16,1	16,8	17,6	17,8	18,5	16	17	18,1	18,4	17,4	18,7	15,5	16,2	17,6	16,8	15,8	17	16,1	15,9	15,7	16	17,7
Cocc.	5,1	4,1	3,1	3,9	6,1	6,4	4,4	4,8	5,3	4,3	5,9	4,3	4,3	3,9	3,3	5,5	4	4,4	5,8	4,8	3,7	3,5	4,2	6,7	5,3	4,4

Tabelle 8. Länge der Wirbelsäule = 100.

	19 jähr. Oberösterreicher	33 jähr. Italiener $(C_7 D_{13} L_5 S_5)$	16 jähr. Slovake	Zigeuner						Neger	
				18 jähr.	20 jähr.	24 jähr.	34 jähr.	38 jähr.	41 jähr.	15 jähr.	19 jähr.
Cervic.	15,2	14,8	15,3	15,8	16,9	15,8	16,5	15,9	16,5	15,5	16,5
Dors.	36,9	43,9	34,9	38,8	40	38,1	38,3	38,4	39	37,7	37,7
Lumb.	23,1	21,6	24,4	22,2	23	23	27	24,6	23,3	24,5	23,6
Sacr.	18,8	15,5	17,4	19	16,9	17,8	14,2	16,1	17,2	18	16,5
Cocc.	7,2	4	7,6	3,9	3	5	3,7	4	3,7	4	5,5

Tabelle 9. Länge des freien Teiles der Wirbelsäule = 100.

	9 Jahre	12 Jahre	13 Jahre	14 Jahre	15 Jahre	16 Jahre			17 Jahre			18 Jahre					19	
Cervic.	19,6	20,2	23,3	23	20,4	19	18	20,7	18,5	19,3	21,5	21,4	21	23,2	20,1	18,6	20	22,7
Dors.	50	48,8	48	47	49,4	49,1	52	48,5	50,5	48,9	48,8	47,6	49,4	46,5	48,6	49	48,8	46,5
Lumb.	30,3	30,9	28,5	29	30	31,3	30	30,6	30,9	29,5	29,5	30,9	29,4	30,2	31,1	32,3	31,1	30,6

	Jahre			20 Jahre		21 Jahre	24 Jahre		30 Jahre	39 Jahre	40 Jahre	47 Jahre	48 Jahre	56 Jahre	66 Jahre	70 Jahre	76 Jahre
Cervic.	19,1	18,6	21	20,6	22	19,6	18,6	20,7	18,8	20	20	21,7	20,1	20,3	22,1	21,3	21,9
Dors.	48,4	50,9	49,4	47,4	45,3	50	49,1	50,9	48,3	47,8	50,4	48,2	50	44,6	48,6	50,4	49,5
Lumb.	32,3	30,3	29,4	31,8	32,5	30,3	32,2	28,3	32,7	32,1	29,5	30,1	28,1	33	29,2	28,1	29

Tabelle 10. Länge des freien Teiles der Wirbelsäule = 100.

	19 jähr. Oberösterreicher	33 jähr. Italiener ($C_7D_{13}L_5S_5$)	Slovake			Zigeuner							Neger	
			16 jähr.	18 jähr.	20 jähr.	18 jähr.	20 jähr.	24 jähr.	33 jähr.	34 jähr.	38 jähr.	41 jähr.	15 jähr.	19 jähr.
Cervic.	20,1	18,4	20,5	20,4	19	20,6	21,1	20,1	20,6	20,1	20,1	20,9	20	21,2
Dors.	49	54,6	46,7	50	50,4	50,5	50	49,5	48,7	46,7	48,6	49,5	48,4	48,4
Lumb.	30,7	26,8	32,7	29,5	30,4	28,8	28,8	29,9	30,5	33	31,1	29,5	31,5	30,3

Vergleicht man nun mit diesen Zahlen die in den Tabellen 8 und 10 für die Zigeunerskelete angeführten, so fällt auf, dass die letzteren im allgemeinen für den Brust- und auch für den Lendenteil höher sind als bei annähernd gleich alten Skeleten der Tabelle 7 und 9, beziehungsweise höher als die aus ihnen ermittelten Mittelzahlen; dagegen halten sich die Zahlen für den Halsteil der Zigeunerskelete im allgemeinen unter dem Mittelmass. Soweit sich also aus diesen wenigen Fällen ein Schluss ziehen lässt, wäre hier ein Rassen-Unterschied vorhanden, in dem Sinne, dass Brust- und Lendenwirbelsäule auf Kosten der Halsregion verlängert erscheinen.

Die übrigen zu Tabelle 6 gehörigen Skelete sind zu gering an Zahl, um Schlüsse ähnlicher Art gestatten zu lassen. Die beiden Negerskelete zeigen einen relativ langen Lendenabschnitt.

Die absoluten Masse der weiblichen Skelete enthält Tabelle 11. Entsprechend der bekanntlich im allgemeinen geringen Wirbelsäulenlänge bei Frauen finden wir hier auch geringere Zahlen für die einzelnen Abschnitte; während bei den Männern (Tabelle 5) die Wirbelsäulenlänge wiederholt die Zahl 70 überstieg und ihr (bei Erwachsenen) zumeist sehr nahe stand, finden sich in Tabelle 11 nur 2 Skelete mit mehr als 70 cm Wirbelsäulenlänge; die Länge der Halswirbelsäule beträgt bei (erwachsenen) Männern zumeist 11—12 cm, bei unseren weiblichen Skeleten erreicht sie die Zahl 12 in keinem Falle und bewegt sich zumeist um 10—11 cm[1]); die Länge der Brustwirbelsäule bei Männern beträgt 26—30 cm; bei den weiblichen Skeleten erreichte sie nur in einem Falle den Wert 29,5, in einem zweiten den von 26,5, in den übrigen betrug sie nur 23—25 cm; die Länge des Lendenteiles beträgt bei Männern häufig 18—19, bei Frauen zumeist nur etwa 16 cm; für das Kreuzbein sind

[1]) Bei beiden Geschlechtern weist der Halsabschnitt geringgradigere Schwankungen der Länge auf als Brust- und Lendenteil der Wirbelsäule. — Die mittlere Höhe der Halswirbelsäule wird von Merkel mit 12,06 angegeben, von Taguchi mit 12,7 für Männer und 11,7 für Weiber.

Tabelle 11. Weibliche Rumpfskelete mit normaler Wirbelzahl.

Nr.	Mus.-Präp. Nr.	Alter (Jahre)	Besondere Merkmale	Cerv.	Dors.	Lumb.	Sacr.	Cocc	Gesamtlänge
63	241	3/4		4,5	11	6	4,5	—	—
64	2281	12		8,5	17,5	11	9	2	48
65	4495	12		7,5	23	13	9,2	—	—
66	957	14		8,5	21	14,5	9,5	—	—
67	4644	17		10,5	24	14,5	9	3	61
68	1556	18		11	27,5	17	11	3	69,5
69	1602	21		11,5	28	17	11	4	71,5
70	2840	22		9,5	23	14	12,5	—	—
71	2450	24	L freie Halsrippe; L_5 in Assimilation; 6 sternale Rippen	10	25	15,5	11	3,5	65
72	2471	30		10,5	25	17,5	11	4	68
73	2453	35	L Halsrippe, mit 1. Rippe verwachsen	10,5	24	15	10	2	61,5
74	573	37		11	26,5	18	11,5	3	70
75	2228	60	BeiderseitsHalsrippe	11	24	15	11,5	3	64,5
76	4672	66	BeiderseitsHalsrippe u. 8 stern. Rippen	10	23,5	14,5	11,5	3,5	63
77	2928	72	R Halsrippe und 8 sternale Rippen	9,5	25,5	13,5	9,5	2	60
78	4496	Unbekannt		10	25	15,5	11	3	64,5
79	881	„	L Halsrippe	10	23,5	15	10,5	3	62
80	2769	„		11	29,5	17,5	11,5	3	72,5

die entsprechenden Masse 12 und 11 cm und auch am Steissbein zeigt sich im allgemeinen, trotz der grossen individuellen Schwankungen, ein Plus zu gunsten des Mannes. Berechnet man aus diesen absoluten Zahlen die Mittelwerte, so betragen diese für die

	Hals-,	Brust-,	Lenden-,	Kreuz-,	Steiss-Wirbelsäule.
beim erwachsenen Mann:	11,6;	25;	17;	11,9;	3,2
beim erwachsenen Weibe:	10,5;	24,5;	15,9;	11;	3,1.

Aus den absoluten Zahlen der Tabelle 11 wurden in derselben Weise wie bei den männlichen Skeleten die Verhältniszahlen der Tabellen 12 und 13 berechnet. Bestimmt man aus diesen Tabellen die Mittelzahlen (für das erwachsene Weib), so findet man, dass sie, die Länge der ganzen Wirbelsäule = 100 gesetzt, für den Halsteil 16,1, für den Brustteil 38,4, für den Lendenabschnitt 24, für das Kreuzbein 16,7 und für das Steissbein 4,4 betragen; beziehungsweise, bei Länge des freien Teiles

Tabelle 12. Länge der Wirbelsäule = 100.

	12 Jahre	17 Jahre	18 Jahre	21 Jahre	24 Jahre	30 Jahre	35 Jahre	37 Jahre	60 Jahre	66 Jahre	72 Jahre
Cerv.	17,7	17,2	15,8	16	15,3	15,4	17	15,7	17	16	15,8
Dors.	36,4	39,3	39,5	39,1	38,4	36,7	39	37,8	37,2	37,3	42,5
Lumb.	22,5	23,7	24,4	23,7	23,8	25,7	24,3	25,7	23,2	23	22,5
Sacr.	18,7	14,7	15,8	15,3	16,9	16,1	16,2	16,4	17,8	18,2	15,8
Cocc.	4,1	4,9	4,3	5,5	5,3	5,8	3,2	4,2	4,6	5,5	3,3

Tabelle 13. Länge des freien Teiles der Wirbelsäule = 100.

	9 Monate	12 Jahre		14 Jahre	17 Jahre	18 Jahre	21 Jahre	24 Jahre	30 Jahre	35 Jahre	37 Jahre	60 Jahre	66 Jahre	72 Jahre
Cervic.	20,9	22,9	17,2	19,3	21,6	19,8	20	19,8	19,8	21,2	19,8	22	20	19,5
Dors.	51,1	47,2	52,8	47,7	48,9	49,5	49,5	49,5	47,1	48,4	47,7	48	48,9	52,5
Lumb.	27,9	29,7	29,8	32,9	29,9	30,6	30	30,6	33	30,3	32,4	30	30,2	27

der Wirbelsäule = 100, für den Halsteil 20,3, für den Brustteil 48,7 und für den Lendenabschnitt 30,4.

Verglichen mit den früher für den Mann aus Tabelle 7 und 9 berechneten Zahlen ergiebt sich, dass ein geschlechtlicher Unterschied insofern besteht, als beim Weibe der Lendenteil (und ein wenig auch der Brustteil) der Wirbelsäule relativ länger erscheint, und zwar auf Kosten des Kreuz- und Steissbeines. Allerdings ist diese Differenz eine sehr geringe und sie kann natürlich auch durch individuelle Variation gänzlich ausgeglichen werden. Das Überwiegen des Längenmasses der Vorderfläche des Lendenabschnittes bei Weibern geht auch aus Ravenels Messungen hervor; dagegen zeigt sich an seinen Messungen ein Überwiegen der Länge der Vorderfläche des Brustteiles der Wirbelsäule bei Männern. Ravenel hat ferner gefunden, dass bei Weibern die Rückseite der Wirbelsäule um 6% kürzer ist als bei Männern, „und zwar zum grössten Teil durch Schuld des Bauchabschnittes, während Hals- und Brustteil nur ein Bescheidenes dazu beitragen". Überhaupt aber ist, nach Ravenels Messungen die Rückseite der Wirbelsäule bei beiden Geschlechtern kürzer als die Vorderseite, bei männlichem Geschlechte durchschnittlich um $3\frac{1}{2}$, beim weiblichen um $9\frac{1}{2}$%.

Dass ausserdem der Lendenteil der Wirbelsäule des Weibes eine weit stärkere Krümmung aufweist, als sie sich überhaupt für gewöhnlich beim Manne findet, ist als specifischer Geschlechtsunterschied bereits von Luschka (vgl. sein Lehrbuch) erkannt worden.

Was endlich den Grad der Schwankung um den Mittelwert (bei beiden Geschlechtern) betrifft, so lehren die Tabellen 5, 6 und 11, dass die Länge der Halswirbelsäule am konstantesten ist, während alle übrigen Teile der Wirbelsäule der Erwachsenen nicht unbedeutende Grössenunterschiede aufweisen können; die Grenzwerte der absoluten Längen betrugen bei den untersuchten Fällen

für die Halswirbelsäule: 10—12,5; d. h. die Differenz zwischen Minimum und Maximum ist gleich 1/5 des letzteren;
für die Brustwirbelsäule: 23—31,5; d. h. die Differenz zwischen Minimum und Maximum ist mehr als 1/4 des letzteren;
für die Lendenwirbelsäule: 14—20; d. h. die Differenz zwischen Minimum und Maximum ist fast 1/3 des letzteren;
für die Kreuzwirbelsäule: 9,5—13,5; d. h. die Differenz zwischen Minimum und Maximum ist fast 1/3 des letzteren;
und für die Steisswirbelsäule: 1,5—5,5; d. h. die Differenz zwischen Minimum und Maximum ist fast 3/4 des letzteren;

Am freien Teile der Wirbelsäule zeigt also der Lendenabschnitt die bedeutendsten, der Halsteil die geringsten individuellen Schwankungen; die bedeutenden Grössenunterschiede des Kreuz- und Steissbeines sind gleichfalls in den Tabellen deutlich erkennbar[1]). —

Ob das gegenseitige Verhältnis zwischen den Längen der einzelnen Teile der Wirbelsäule bei Abnormitäten der Wirbelzahl dasselbe wie in der Norm bleibt, oder aber ein anderes wird, ist nicht bekannt. Massangaben finden sich in den bezüglichen Beschreibungen überhaupt nur selten (so bei Staderini, Tenchini, Ancel und Sencert, Dwight), und die Frage, wie sich die gegenseitigen Längenverhältnisse gestalten, wird überhaupt nicht statistisch untersucht und genauer erörtert[2]). Dies soll nun im folgenden, gestützt auf die für die normalen Verhältnisse gewonnenen Ermittelungen, geschehen.

Die Tabelle 14 enthält die absoluten Längen-Maasse der untersuchten männlichen, die Tabelle 17[3]) diejenigen der weib-

1) Weder in den bisherigen, noch auch in den folgenden Erörterungen wird aus diesem Grunde dem Vergleiche der Mittelwerte dieser beiden Wirbelsäulenabschnitte ein besonderer Wert beigemessen.

2) Auf die Angaben Tenchinis wurde bereits verwiesen; diejenigen von Ancel und Sencert werden später erörtert werden. Bei Dwight finden sich nur die Masse des freien Teiles der Wirbelsäule.

3) Das Steissbein ist in den Wirbelformeln mit S bezeichnet; sind zwei Zahlen bei ihm angegeben, so bedeutet die erste die Zahl der freien Steiss-

lichen Rumpfskelete mit Varietäten der Wirbelzahl. Ein Einblick in die Proportionsverhältnisse dieser Wirbelsäulen lässt sich aus den absoluten Massen naturgemäss nur schwer gewinnen. Es wurden daher aus den Massen dieser Tabellen die relativen Masse für die einzelnen Abschnitte der Wirbelsäulen — bezogen auf die ganze Länge, beziehungsweise den freien Teil der Wirbelsäule = 100 — berechnet und in den Tabellen 15, 16, sowie 18 und 19 zusammengestellt. Diese Verhältniszahlen sollen mit den für die Norm ermittelten verglichen werden.

Bei diesem Vergleiche ist aber folgendes zu beachten. Normale sowohl, wie abnorme Wirbelsäulen sind auf die gleiche Grösse (Länge = 100) gebracht; bei den abnormen Wirbelsäulen, bei welchen 1 oder 2 Abschnitte grösser oder kleiner als in der Norm sind, müssen naturgemäss auch die entsprechenden Verhältniszahlen grössere oder kleinere sein. Zeigt es sich nun, dass bei Vergrösserung des Wirbelsäulenabschnittes die Verhältniszahlen aller anderen Abschnitte der Norm gegenüber kleiner sind, so müssen wir hieraus schliessen, dass zwar der der Norm gegenüber wirbelreichere Abschnitt länger ist, dass aber die übrigen Wirbelsäulenabschnitte ihre gegenseitigen Beziehungen nicht verändert haben: Denn ihr relatives Kleinererscheinen ist die einfache Folge des Umstandes, dass in unseren Tabellen normale und abnorme Wirbelsäulen auf die gleiche Grösse (100) gebracht wurden. Anders liegt die Sache aber in dem Falle, wenn sich diese Wirbelsäulenabschnitte in verschiedener Weise verhalten, teils grösser, teils kleiner als in der Norm erscheinend; in diesem Falle muss eine durch die Vergrösserung des einen Teils bewirkte Änderung der normalen Proportionen der Wirbelsäulenabschnitte angenommen werden.

Prüfen wir nun die Zahlen in unseren Tabellen mit Rücksicht auf ihr Verhalten zu den aus den Tabellen 7 und 9 (männ-

wirbel, die zweite, eingeklammerte, die mutmassliche Zahl der Wirbel, aus welchen sie bestehen.

liche Wirbelsäulen), beziehungsweise 12 und 13 (weibliche Wirbelsäulen) gewonnenen Mittelzahlen, so zeigt sich folgendes.

Von der Wirbelsäulenvarietät mit nur 11 Brustwirbeln liegt nur ein Fall vor, es lassen sich also keine allgemeinen Schlüsse über diese Varietät ziehen. Der Fall selbst zeigt — neben den naturgemäss verkleinerten Verhältniszahlen für die Brustregion — eine Vergrösserung des Halsabschnittes, während der Lendenabschnitt dem Mittelmasse entspricht; Kreuz- und Steissbein erscheinen dagegen länger als normal. — Da die Verlängerung nicht alle aus der normalen Wirbelzahl zusammengesetzten Teile der Wirbelsäule gleichmässig betrifft, so liegt hier ein — allerdings nur geringgradiges — Abweichen von den normalen Proportionen vor.

Von der Varietät mit 13 Brustwirbeln[1]) steht mir eine grössere Zahl von Fällen, nämlich 11[2]), zur Verfügung, wovon neun männliche, zwei weibliche Wirbelsäulen betreffen. Da jedoch drei von ihnen auch noch ein abnormes Lenden-, beziehungsweise Kreuzsegment besitzen, so müssen sie später gesondert erörtert werden. Bei den reinen (8) Fällen erscheint die Brustwirbelsäule durchwegs verlängert, zum Teil sehr erheblich: Den Mittelwerten der Norm 38, beziehungsweise 48,6 stehen die Zahlen 38,8—43,7, beziehungsweise 50—54,3 gegenüber; die Halsregion ist durchwegs kürzer; die Lendenwirbelsäule aber verhält sich verschieden, sie besitzt einen der normalen Mittelzahl gegenüber

[1]) Jeder rippentragende Wirbel am unteren Ende des Brustkorbes wurde als Brustwirbel gezählt. Diese Zählung empfahl sich für die vorläufige Gruppierung des Materials mehr als die, bei welcher man von „Lendenwirbeln mit Rippenrudiment" spricht. Ist übrigens bei 14 Rippenpaaren der 20. Wirbel ein solcher Lendenwirbel? Und können die langen 12. Rippen bei 13 (14) Rippenpaaren den normalen 12. Rippen des Wirbels 19 gleichgesetzt werden? — Bei der Verwertung der Fälle in theoretischer Hinsicht wird einfach von „präsacralen Wirbeln mit 11, 12 u. s. w. Rippenpaaren" gesprochen werden.

[2]) Zu den 10 in den Tabellen 14 und 17 angeführten ist noch der in Tabelle 6 sub Nr. 48 enthaltene hinzuzuzählen.

Tabelle 14. Absolute Längen-Masse von männlichen Wirbelsäulen mit abnormer Wirbelformel.

Nr.	Mus.-Präp. Nr.	Alter (Jahre)		Cerv.	Dors.	Lumb.	Sacr.	Cocc.	Gesamtlänge
			A. Nur 11 Brustwirbel.						
81	2442	66	$C_7 D_{11} L_5 S_5$; 7 sternale Rippen; R_{11} 16,5 cm	12	24	16	12,5	4,5	69
			B. 13 Brustwirbel.						
82	4444	18	$C_7 D_{13} L_5 S_5$; 13 Rippenpaare; R_{12} 12, R_{13} l 3 cm (r nicht mehr vorhanden)	10,5	28	15,5	11	2,5	67,5
83	372	19	$C_7 D_{13} L_5 S_5$; R_{13} nicht mehr vorhanden, doch sind an Wirbel 20 die Rippen-Gelenkflächen noch sichtbar: R_{12} 12 cm	9	23,5	14,5	11	2,5	60,5
84	2770	21	$C_7 D_{13} L_5 S_5$; 13 Rippenpaare; R_{12} 14,5; R_{13} 7 cm	10	26	14,5	11,5	2,8	64,8
85	1161	22	$C_7 D_{13} L_5 S_5$; 13 Rippenpaare; R_{12} r 14,5, l 13,5; R_{13} r 7, l 5,5 cm	10	28	13,5	10	2,5	64
86	457	23	$C_7 D_{13} L_5 S_5$; R_{13} und Wirbel 20 wie bei Nr. 83; R_{12} r 11, l 12,5 cm . .	10	30	17,5	9,5	3,5	70,5
87	1878	24	$C_7 D_{13} L_5 S_5$; 13 Rippenpaare; R_{12} r 15, l 14; R_{13} r 5, l 4 cm; L_5 r mit sacral. Charakter	11,5	29	17	11,5	2	71

88	4673	29	C_7 D_{13} L_5 S_6; 13 Rippenpaare; R_{12} 18, R_{13} 11,5 cm; rudimentäre erste Rippe	10,5	26	15	11,5	4	67
89	4688	Unbekannt	C_7 D_{13} L_5 S_5; 13 Rippenpaare; R_{12} 17, R_{13} 5 cm; Höhe der Lendenwirbel sehr gering, nur beim letzten bis 2,5 cm aufsteigend	11,5	30,5	16	12	3,5	73,5
90	3346	55	C_7 D_{13} L_4 S_6; 13 Rippenpaare; R_{12} r 14,5, l 14; R_{13} r 4,5, l 2 cm . . . . . Vgl. ausserdem Nr. 48, Tabelle 6.	11	26	17,5	14	2	70,5
			C. 4, bezw. 6 Lendenwirbel.						
91	3193	7	C_7 D_{12} L_4 S_5: R_{12} kaum 1 cm, R_{11} 11 cm	7	15	7,5	7	—	—
92	2823	Unbekannt	C_7 D_{12} L_4; L_5 an das Sacrum assimiliert, mit dem auch der 1. Steisswirbel verwachsen ist	11	28	15,5	11,5	—	—
93	2063	17	C_7 D_{12} L_6 S_4; R_{12} 3 cm	11	24	18	8,5	4	65,5
94	1297	20	C_7 D_{12} L_6 S_4; mit dem 1. Steisswirbel unvollkommen verwachsen, so dass scheinbar 5 Kreuzwirbel bestehen; R_{12} r 12, l 12,5 cm	10,5	25,5	18,5	9	4	67,5
95	2460	30	C_7 D_{12} L_6 S_4; links mit dem 1. Steisswirbel verwachsen; L_6 an das Kreuzbein assimiliert; R_{12} r 13,5, l 13 cm	11	26,5	19 (ohne L_6 16,5)	8,5 (mit L_6 11)	3,5	68,5
96	872	25	C_7 D_{12} L_6 S_5; rudimentäre erste Rippe; R_{12} r 7,5, l 10 cm . . . . Vgl. ausserdem Nr. 47 auf Tabelle 6.	11,5	26	19	11,5	2,5	70,5

Tabelle 15. Relative Längen-Masse der männlichen Wirbelsäulen mit abnormer Wirbelformel. Wirbelsäulenlänge = 100.

	$C_7 D_{11} L_5 S_5$	$C_7 D_{13} L_5 S_5$							$C_7 D_{12} L_6 S_4$	$C_7 D_{12} L_6 S_4$			$C_7 D_{13} L_5 S_6$	$C_7 D_{13} L_4 S_6$
	66 jähr.	18 j.	19 j.	21 j.	22 j.	23 j.	24 j.	Unbekannten Alters	25 j.	17 j.	20 j.	30 j.	29 j.	55 j.
Cerv.	17,3	15,5	14,9	15,5	15,6	14,1	16,1	15,6	16,3	16,9	15,5	16	15,6	15,6
Dors.	36	41,4	38,8	40	43,7	42,5	40,8	41,4	36,8	36,6	37,7	38,6	38,8	36,8
Lumb.	23.1	22.9	23.9	22,3	21	24,8	23,9	21,7	26,9	27,4	27,4	27,7	22,3	24,8
Sacr.	18.1	16.2	18,1	17,7	15,6	13.4	15,1	16,3	16,3	12,9	13,3	12,4	17,1	19,8
Cocc.	6,5	3,7	4,1	4,3	3,9	4,9	2,8	4,7	3,5	6	5,9	5,1	5,9	2,8

Tabelle 16. Relative Längen-Masse der männlichen Wirbelsäulen. Länge des freien Teiles des Wirbelsäule = 100.

	$C_7 D_{11} L_5 S_5$	$C_7 D_{13} L_5 S_5$							$C_7 D_{12} L_4 S_5$		$C_7 D_{12} L_6 S_5$	$C_7 D_{12} L_6 S_4$			$C_7 D_{13} L_5 S_6$	$C_7 D_{13} L_4 S_6$
	66 j.	18 j.	19 j.	21 j.	22 j.	23 j.	24 j.	Unbekannten Alters	7 j.	Unbekannten Alters	25 j.	17 j.	20 j.	30 j.	29 j.	55 j.
Cerv.	24	19,4	19,1	19,8	19,4	17,3	20	19,8	23,7	19,6	20,5	18,8	19,2	17,6	20,7	20.1
Dors.	46	51,8	50	50.1	54,3	52,1	50,4	52,5	50,8	51,3	46,4	45,2	46,7	46,9	50,4	47,7
Lumb.	30	28,7	30,8	28,7	26	30,4	29.5	27,5	25,4	28,4	33,9	33,9	33,9	33,6	29,1	32,1

Tabelle 17. Absolute Längen-Masse von weiblichen Wirbelsäulen mit abnormer Wirbelformel.

Nr.	Mus.-Präp. Nr.	Alter (Jahre)		Cerv.	Dors.	Lumb.	Sacr.	Cocc.	Gesamt-länge
			A. 13, bezw. 14 Brustwirbel.						
97	781	Unbekannt	C_7 D_{13} L_5 S_5; R_{12} r 15,5, l 15; R_{13} r 3, l 4 cm . . . . , ...	10,5	30	17	11		
98	2068	„	C_7 D_{13} L_5 S_4; L_5 r in Assimilation; R_{12} 13, R_{13} 3 cm	11	28,5	16,5	9	3,5	68,5
99	2171	59	C_7 D_{14} L_4 S_5 ($S_5 = S_4 + C_1$); 14 Rippenpaare; R_{12} r 15, l 16,5; R_{13} r 8, l 9; R_{14} ca 1 cm	C_1 und C_2 fehlen	26,5	15	11,5	2,5	
			B. 4, bezw. 6 Lendenwirbel.						
100	2484	26	C_7 D_{12} L_4 S_6; L_5 assimiliert, den 1. Kreuzwirbel bildend, vorne zwischen ihm und dem folgenden Wirbel noch eine Fuge; R_{12} 6 cm	10,5	26	12,5	13,5	2,5	65
101	4682	30	C_7 D_{12} L_4 S_6; beiderseits Halsrippen .	10	25	12,5	13,5	2,5	63,5
102	2177	41	C_7 D_{12} L_4 S_5; der 12. Brustwirbel trägt nur linkerseits eine (5 cm lange) Rippe	11	26	13	11	2,5	63,5

Nr.	Mus.-Präp. Nr.	Alter (Jahre)		Cerv.	Dors.	Lumb.	Sacr.	Cocc.	Gesamtlänge
103	2848	36	C_7 D_{12} L_4 S_5; linkerseits Halsrippe und Querfortsatz von L_4 massiger als rechts; R_{12} r 5,5, l 4,5 cm	11	25,5	12	11	2	61,5
104	98	65	C_7 D_{12} L_4 S_5; R_{11} 13,5; R_{12} 1 cm . .	11	26,5	12	11	3	63,5
105	569	67	C_7 D_{12} L_6 S_5; beiderseits 8 sternale Rippen; R_{12} r 14,5, l 15 cm . . .	11,5	24	18	11	3	67,5
106	4681	34	C_7 D_{12} L_6 S_4; 1. Steisswirbel mit dem Kreuzbein verbunden; R_{12} 14 cm; Defekt der ersten rechten Rippe . . .	11	25,5	20	9,5	5,5	71,5
			C. 6 Kreuzwirbel.						
107	1529	34	C_7 D_{12} L_5 S_6; R_{12} 14 cm	11	26,5	17,5	14	2,5	71,5
108	997	57	C_7 D_{12} L_5 S_6; Halsrippen; R_{12} r 11, l 11,5 cm	10,5	24	14	12,5	2	63
			Vgl. ausserdem Nr. 98, 99, 100, 101, und 106 dieser Tabelle.						

Tabelle 18. Relative Längen-Maasse der weiblichen Wirbelsäulen mit abnormer Wirbelformel. Wirbelsäulenlänge = 100.

	$C_7 D_{12} L_4 S_5$			$C_7 D_{12} L_6 S_5$	$C_7 D_{12} L_5 S_6$		$C_7 D_{13} L_5 S_4$	$C_7 D_{12} L_4 S_6$		$C_7 D_{12} L_6 S_4$
	36 jähr.	41 jähr.	65 jähr.	67 jähr.	34 jähr.	57 jähr.	Unbekannten Alters	26 jähr.	30 jähr.	34 jähr.
Cerv.	17,8	17,3	17,3	17	15,3	16,6	16	16,1	15,7	15,3
Dors.	41,4	40,9	41,7	35,5	35,6	38	41,6	40	39,3	37
Lumb.	19,5	20,4	18,8	26,6	27,9	22,2	24	19,2	19,6	24,4
Sacr.	17,8	17,3	17,3	16,2	13,2	19,8	13,1	20,7	21,2	19,5
Cocc.	3,2	3,9	4,7	4,4	7,6	3,1	5,1	3,8	3,9	3,4

Tabelle 19. Relative Längen-Masse der weiblichen Wirbelsäulen mit abnormer Wirbelformel. Länge des freien Teiles der Wirbelsäule = 100.

	$C_7 D_{13} L_5 S_5$	$C_7 D_{12} L_4 S_5$			$C_7 D_{12} L_6 S_5$	$C_7 D_{12} L_5 S_6$		$C_7 D_{13} L_5 S_4$	$C_7 D_{12} L_4 S_6$		$C_7 D_{12} L_6 S_4$
	Unbekannten Alters	36 j.	41 j.	65 j.	67 j.	34 j.	57 j.	Unbekannten Alters	26 j.	30 j.	34 j.
Cerv.	18,2	22,6	22	22,2	21,4	20	21,6	19,6	21,4	21	19,4
Dors.	52,1	52,5	52	53,5	44,8	48,1	49,4	50,8	53	52,6	45,1
Lumb.	29,5	24,7	26	24,6	33,6	31,8	28,8	29,4	25,5	26,3	35,3

teils grösseren, teils kleineren Längenwert. So weichen also einige Wirbelsäulen dieser Varietät nur insoferne von der Norm ab, als ihr Brustabschnitt länger erscheint (z. B. das Italienerskelet — Tabelle 6, Nr. 48 —, das des 18jähr. und das von unbekanntem Alter); andere aber weisen eine Änderung der normalen Proportionsverhältnisse auf, insofern, als sich Hals-, Lenden- und Kreuzteil der Wirbelsäule verschieden von der Norm verhalten, wobei eher eine Compensation der Längen zwischen den beiden letzterwähnten Abschnitten als zwischen Halsteil und den übrigen Regionen einzutreten scheint.

Der eine Fall mit 14 Rippenpaaren konnte nicht zur Messung verwertet werden, da Atlas und Epistropheus fehlen.

Von Wirbelsäulen mit nur 4 Lendenwirbeln konnten fünf Fälle gemessen werden, und zwar drei weibliche (Nr. 102—4) und zwei männliche (Nr. 91, 92); bei den letzteren konnte nur der freie Teil der Wirbelsäule berücksichtigt werden. Doch lassen alle Fälle ein übereinstimmendes Verhalten erkennen: Während der Lenden-Teil seiner geringen Wirbelzahl entsprechend kürzer erscheint, besitzen alle übrigen Teile (bis auf das Steissbein) den Mittelzahlen der Norm gegenüber höhere Werte; zwar ist dieser Zuwachs nicht auf alle gleich verteilt, doch sind die Differenzen dieser Art so unbedeutend, dass sie nicht in Betracht kommen, und so das Gesamtresultat: Wahrung der normalen Proportionsverhältnisse zwischen den aus der normalen Wirbelzahl zusammengesetzten Regionen nicht zu beeinflussen vermögen.

Die beiden Fälle mit 6 Lendenwirbeln (Nr. 96 und 105) zeigen dagegen eine Beeinflussung der normalen Proportionen: Die Verlängerung der Lendenwirbelsäule wird lediglich durch eine Verkürzung der Brustregion compensiert, während die Halswirbelsäule einen der Norm gegenüber grösseren Längenwert besitzt.

Ungleich ist das Verhalten der beiden Objekte mit 6 Kreuzwirbeln (Nr. 107, 108). Bei dem ersten wird die Compensation

durch Verkürzung der Hals- und Brustregion bewirkt, während die Lendenregion normal erscheint; bei dem zweiten dagegen ist gerade die Lendenregion kürzer, während der Halsteil verlängert und der Brustteil nahezu normal lang ist. Hier ist also die Verlängerung des einen Segmentes nicht einfach durch gleichmässige Verkürzung aller übrigen compensiert worden.

Von Wirbelsäulen, bei welchen mehr als eine Region aus einer abnormen Wirbelzahl zusammengesetzt ist, liegen mehrere Typen vor.

Bei den drei Fällen mit 6 Lenden- und 4 Kreuzwirbeln ist die Halsregion verkürzt, die Brustwirbelsäule teils normal, teils kürzer; dabei lässt sich eine Correlation zwischen den jeweils verschiedenen Massen des Lenden- und Kreuzteiles einerseits, und der Hals- und Brustregion andererseits nicht constatieren; die normalen Proportionen sind also gestört, und zwar nicht nur durch die Verlängerung des Lenden- und die Verkürzung des Kreuzteiles, sondern durch die Veränderung der Beziehungen aller Regionen der Wirbelsäule zu einander. Bei den zwei Objekten mit 4 Lenden-[1]) und 6 Kreuzwirbeln erscheint — abgesehen natürlich von der Verkürzung der Lendenwirbelsäule und der Verlängerung des Kreuzbeines — die Brustregion länger, der Halsteil dagegen ist fast normal.

Die Varietät mit 13 Brustwirbeln fand sich je einmal combiniert vor mit 4 und mit 6 Kreuzwirbeln, ferner in einem Falle mit 4 Lenden- und 6 Kreuzwirbeln. Nur bei dem ersterwähnten bestehen normale Proportionsverhältnisse, bei den zwei anderen dagegen sind die normalen gegenseitigen Längenverhältnisse gestört.

[1]) Ein Vergleich zwischen den Tabellen 14 und 17 ergiebt, dass sich unter unseren Musealpräparaten die Varietät mit 4 Lendenwirbeln ungleich häufiger bei weiblichen, die mit 6 Lendenwirbeln dagegen häufiger bei männlichen Rumpfskeleten vorfindet. Es steht dies im Einklange mit den aus der Leichenuntersuchung (Tabelle 1) ermittelten Schlüssen.

Nach den hier erörterten Fällen scheint es also, dass die Verlängerung (Verkürzung) eines Wirbelsäulenabschnittes zwar auch einfach durch eine compensatorische Verkürzung (Verlängerung) der anderen Wirbelsäulenabschnitte, und zwar in erster Linie der über dem Kreuzbein gelegenen, ausgeglichen werden kann, dass aber eine so einfache Compensation oft nicht statthat, sondern, dass eine ungleichartige Veränderung dieser Abschnitte eintritt, deren Resultat die Störung der normalen gegenseitigen Längenbeziehungen zwischen den einzelnen Regionen der Wirbelsäule ist.

Die Zahl der beobachteten Fälle ist jedoch zu klein, um einen sicheren, allgemein gültigen Schluss auf das Verhalten der Wirbelsäule in dieser Hinsicht zu erlauben. Hier bedarf es naturgemäss grosser, statistischer Zusammenstellungen von Varietäten, die nur durch die Arbeit Vieler möglich sind.

V. Über die angebliche Umformung des menschlichen Rumpfskeletes.

Die Frage der Umformung des menschlichen Rumpfskeletes lässt sich nur im Zusammenhalte mit dem phylogenetischen Problem der Entstehung hoch differenzierter Formen der Wirbelsäule erörtern. Diejenigen Momente, welche man als bei der Entstehung der verschiedenartigen Wirbelsäulen wirksam anerkennt, entscheiden über die Art der Auffassung der fraglichen Umformung und über die den Varietäten in dieser Hinsicht zukommende Bedeutung. Es ist darum nötig, zunächst zu den verschiedenen, in der Einleitung kurz skizzierten Hypothesen über die phylogenetische Entstehung der Wirbelsäule Stellung zu nehmen.

Ihering hatte die verschiedenen Formen der Wirbelsäule auf den Umstand zurückgeführt, dass in dem einen Falle zwischen zwei gut charakterisierten Wirbeln mehr oder weniger Segmente zur Anlage kommen als in dem anderen (Inter-, Excalation); ein solcher Vorgang kann naturgemäss nicht direkt nachgewiesen

werden; indirekt aber glaubte Ihering ihn bewiesen zu haben, und zwar auf Grund der Annahme einer Constanz gewisser Nervenstämme der Plexus (N. furcal.).

Allein diese den Anschauungen Iherings zur Basis dienende Annahme entspricht den Tatsachen nicht, wie zuerst Fürbringer nachwies; denn die Plexus zeigen oft bei normaler Wirbelsäule eine sehr verschiedene Zusammensetzung und nicht selten kann man sogar ein ungleiches Verhalten der die Plexus zusammensetzenden Wurzeln auf den beiden Körperseiten nachweisen[1]); was den N. furcalis betrifft, so kann er, wie spätere Autoren — Ruge, Eisler, Adolphi, Bardeen, Ancel und Sencert — nachwiesen, trotz normaler Wirbelsäule nach oben oder unten verschoben, oder auf beiden Körperseiten verschieden gestellt sein, ja er kann überhaupt fehlen[2]). Es ist klar, dass es unter solchen Umständen nicht möglich ist, eine Inter- oder Excalation von Wirbeln nachzuweisen, und dass es auch nicht angeht, die Annahme Iherings einer phylogenetischen Hypothese zu Grunde zu legen.

Für Welcker ist das Auftreten wechselnder Wirbelzahlen und die Verteilung derselben nach verschiedenem Typus einfach der Ausdruck der verschiedenartigen Anpassungen, unter welchen die Tierformen in der langen Reihe der phylogenetischen Entwickelung sich gebildet haben. Nicht die einzelnen Wirbel also, sondern die einzelnen Wirbelsäulenregionen (als Ganzes) sind einander homolog, und zwar als funktionelle Einheiten; ebenso entspricht die Wirbelsäule des einen Tieres der ganzen Wirbelsäule, nicht etwa nur einem Teil der Wirbelsäule des anderen Tieres. Sehen wir von weiteren Annahmen und Folgerungen[3])

---

[1]) Die während der Ontogenese sich vollziehende Umbildung des menschlichen Plexus brachialis ist jüngst von Gräfenberg beschrieben worden.

[2]) Bei dieser Sachlage kann dem Verhalten des Nervenplexus in Fällen von Wirbelsäulenvarietäten keine entscheidende Bedeutung beigelegt werden.

[3]) So nimmt Welcker an, dass der Hauptwirbel des Os sacrum, die Vertebra fulcralis, bei allen Tieren homolog sei, und dass das primitive Säugetier 26 wahre Wirbel besessen habe. Von dieser Wirbelziffer ausgehend, nimmt

Welckers ab, und berücksichtigen wir nur das seiner Hypothese zu Grunde liegende Moment, so erkennen wir, dass es ein rein funktionelles ist. Denn die Anpassungsverhältnisse der Tiere sollen, nach ihm, auf die Gliederung der Wirbelsäule den entscheidenden Einfluss ausüben, welche Gliederung dann, durch Vererbung, bei den Embryonen in der verschiedenartigen Segmentierung des mittleren Keimblattes entsprechend zum Ausdrucke gelangt. Die Hypothese Welckers rechnet also sehr wesentlich mit den Momenten der „Anpassung“ und „Vererbung“, deren Verwertung zwar keine phylogenetische Hypothese ganz entraten kann, deren Einfluss und Wirkungsart aber eine sehr verschiedene Beurteilung erfahren. Erkennt man nun aber auch das Wirken dieser Momente ohne weiteres an, so kann die Hypothese Welckers doch nur als ein allgemeiner Ausdruck für den wahrscheinlichen Einfluss der Funktion auf die Gliederung der Wirbelsäule bezeichnet und als solcher auch anerkannt werden[1]. Spezielle Vergleiche und Schlussfolgerungen, namentlich auch hinsichtlich der Varietäten, lassen sich aber aus ihr nicht ableiten.

Wesentlich anders liegen die Verhältnisse hinsichtlich der Rosenbergschen Hypothese. Ontogenetische und vergleichend-anatomische Thatsachen stehen bei ihr in gutem Einklange: Wie das Os ilium während seiner ontogenetischen Entwickelung

Welcker einen divergierenden Entwickelungsgang an, indem gewisse Tierarten Wirbel verloren, während andere Wirbel gewannen (lipo- und auxispondyle Tiere). Die letztere Anschauung ist aber von Rosenberg (1896, S. 341 u. f.) kritisiert und bekämpft worden. Was die „Vertebra fulcralis“ betrifft, so stimme ich Dwights jüngsten Äusserungen hierüber vollkommen bei: Als „Vertebra fulcralis“ kann der 1. Kreuzwirbel fungieren, er ist es aber durchaus nicht immer. Bietet also die Vertebra fulcralis selbst Variationen dar, so kann sie nicht als fixer Punkt verwertet werden.

[1]) Ohne dass man also auch die speciellen Annahmen Welckers hinsichtlich der primitiven Wirbelsäulenform und ihrer Umwandlung anerkennt. Nur das der Hypothese zu Grunde liegende allgemeine Moment des Einflusses der Funktion auf die Gliederung ist hier gemeint. Ganz unbekannt bleibt dabei die besondere Wirkungsart dieses Momentes.

einen wesentlichen Einfluss auf die Umformung der Wirbelsäule ausübt — seine Anlagerung an die Wirbelsäule bestimmt die Bildungsart des Kreuzbeins und mit dieser Bestimmung ist auch die Form der betreffenden Wirbelsäule endgültig bestimmt — so übt auch, bei den verschiedenen Tieren, die Art der Anheftung des Beckens an die Wirbelsäule — die bei den tiefer stehenden Primaten mehr distal, bei den höher stehenden mehr proximal erfolgt — einen bestimmenden Einfluss auf die Wirbelsäulenform aus; und zwar in dem Sinne, dass, nach Massgabe des Vorwärtsrückens der Hüftbeine, die Beckenwirbelsäule hintere Wirbel an die Schwanzwirbelsäule abgiebt, während andererseits Lenden- in Kreuzwirbel und Brust- in Lendenwirbel umgewandelt werden. In der That lassen sich mit dieser Annahme zahlreiche Thatsachen der vergleichenden Anatomie, u. a. auch die erwähnten Verhältnisse der Nervenplexus, ohne Schwierigkeit in Einklang bringen.

Es ist freilich ein Postulat der Rosenbergschen Hypothese dass jene Wirbel, welche die gleiche Stellung in der Reihe haben, welche also gleich numeriert sind, einander auch homolog sind. Diese Annahme einer mit den Ordnungszahlen der Wirbel sich deckenden Homologie[1]) kann aber nicht als unanfechtbar bezeichnet werden, und es ist z. B. nicht ohne weiteres mit ihr in Einklang zu bringen, dass, wie Welcker mitteilt, bei verschiedenen Exemplaren von Bradypus didactylus der 32. Wirbel, vom Atlas aus gezählt, sowohl Brust-, wie Lenden-, wie auch Kreuzwirbel sein kann.

Erkennt man jedoch diese Homologie an, und beschränkt man sich ausserdem nur auf die Primaten, so muss zugegeben werden, dass die Rosenbergsche Hypothese die phylogene-

[1]) Im speciellen hat Solger die Homologie der neun ersten Wirbel in der ganzen Reihe der Säugetiere, und der ersten 22 Wirbel von Choloepus und Bradypus behauptet. Der Atlas wird dabei immer als der erste Wirbel gezählt.

tische Entstehung der verschiedenen Formen der Wirbelsäule in einfachster Weise erklärt, wie sie allein auch, im Gegensatze zu den anderen Hypothesen, spezielle Schlussfolgerungen gestattet.

Allein in jüngster Zeit ist gegen die ontogenetische Basis dieser Hypothese neuerlich — wie schon früher durch Holl — Widerspruch erhoben worden. Wenn es, wie Bardeen beschreibt, zweifellos ist, dass das Hüftbein bei seiner Entwickelung rückwärts, und nicht, wie Rosenberg annahm, vorwärts wandert, und dass schon in jener frühen Periode (5. Embryonalwoche), in welcher es sich der Wirbelsäule anlegt, die Regionen der Wirbelsäule bestimmt und die Wirbel wohl differenziert sind, so kann die Rosenbergsche Hypothese, weil in vollem Widerspruche mit der Ontogenese stehend, nicht aufrecht erhalten werden.

Keine von den Hypothesen über die phylogenetische Entstehung der Wirbelsäule lässt sich also derzeit als einwandfrei bezeichnen. Ich vermag daher auch keine von ihnen als die unanfechtbare Basis zur Deutung der Varietäten des menschlichen Rumpfskeletes anzuerkennen.

In letzterer Hinsicht käme übrigens, nach dem früher Gesagten, wesentlich nur die Rosenbergsche Hypothese in Betracht. Sieht man nun von dem, was auch gegen sie spricht, ab und prüft die verschiedenen Varietäten des menschlichen Rumpfskeletes von ihrem Standpunkte aus, so ergiebt sich folgendes.

Eine grosse Anzahl dieser Varietäten lässt sich ohne Zwang auf die der verschiedengradigen Vorwärtsbewegung der Hüftbeine entsprechende verschiedene Ausgestaltung des Rumpfskeletes beziehen. Die verschiedenartige Einstellung des Beckens muss naturgemäss die Zahl der präsacralen Wirbel beeinflussen; damit ist auch ein gewisser Einfluss auf die Ausbildung der Rippenzahl gegeben; und im Sinne der phylogenetischen Seite der Hypothese lässt sich dann auch ein Rumpfskelet mit einer

der Norm gegenüber grösseren Zahl von Wirbeln und Rippen als Analogon einer bereits in der Stammesgeschichte durchlaufenen Entwickelungsform, also als eine „regressive" Form auffassen. Dies gilt z. B. von dem Falle Nr. 99 (Tabelle 17), bei welchem sich 25 präsacrale Wirbel, davon 14 rippentragende, vorfinden, oder von jenen Fällen, die 25 präsacrale Wirbel mit 13 Rippenpaaren bei sonst normaler Wirbelformel besitzen.

Indessen ergiebt eine nähere Analyse der Rumpfskelet-Varietäten, dass sich bei ihnen sehr häufig „regressive" Merkmale mit solchen gemischt vorfinden, die man im Sinne der Rosenbergschen Hypothese als „progressive" aufzufassen hat. Im Falle Nr. 90 (Tabelle 14) z. B. sind 24 präsacrale, davon 13 rippentragende Wirbel vorhanden; sowohl die eigenen Charaktere des Wirbels 20, wie auch die Längenverhältnisse der beiden letzten Rippenpaare sprechen dafür, diesen Wirbel als (13.) Brustwirbel aufzufassen; da sich dann aber nur vier Lendenwirbel unterscheiden lassen, so ist die Wirbelsäule in ihrem Brustteil „regressiv", in ihrem Lendenteile dagegen „progressiv". Ähnliches gilt von den Formen mit vier Lenden- und sechs Kreuzwirbeln u. a. m.

Das gleichzeitige Vorhandensein „progressiver" und „regressiver" Merkmale an einem und demselben Rumpfskelete, für das sich zahlreiche Beispiele aus den bekannt gewordenen Varietäten anführen lassen, ist ein schwer wiegender Einwand gegen die Hypothese Rosenbergs, denn es ist unvorstellbar, dass sich an dem einen Ende des Brustkorbes bereits „progressive" Merkmale einstellen sollten, während sich das andere noch in einem „regressiven" Stadium befindet[1]).

[1]) Besonders widerspruchsvoll ist dieses Verhältnis bei jenen Objekten, welche 23 präsacrale Wirbel, davon 11 rippentragende, gleichzeitig aber auch Halsrippen besitzen. Ancel und Sencert, die Anhänger der Rosenbergschen Hypothese sind, fühlen dies sehr wohl und versuchen dies in folgender Weise zu „erklären": Durch die Einverleibung des 24. Wirbels in das Sacrum wird die präsacrale Region verkürzt; da sollen nun eigenartige Kräfte — die

Ein derartiges Verhalten ist nun bei den Varietäten ausserordentlich häufig und Adolphi zieht aus einer entsprechenden Zusammenstellung geradezu den Schluss, dass zwischen den Variationen der oberen und unteren Brust- sowie der Lumbosacralgrenze ein Abhängigkeitsverhältnis in dem Sinne besteht, dass diese Grenzen die Tendenz haben, in gleicher Richtung abzuweichen, d. h. entweder beide proximal-, oder beide distalwärts. Adolphi freilich stellt sich, trotz dieses der Rosenbergschen Anschauung direkt widerstreitenden Resultates seiner Arbeit, auf den Boden der Rosenbergschen Hypothese, indem er, ohne ersichtlichen Grund, annimmt, dass beim Menschen in Zukunft die obere Brustgrenze immer tiefer, die untere immer höher rücken und so die von Rosenberg prophezeite Umformung des menschlichen Rumpfskeletes eintreten werde.

Kann man aber — wenn überhaupt — die Deutung gewisser Varietäten des Rumpfskeletes als „regressiver" Formen nur in sehr bedingtem Ausmasse hypothetisch gelten lassen, so

Autoren sprechen direkt von Gesetzen: lois biologiques de l'accommodation — in Aktion treten, welche den verschiedenen Abschnitten der präsacralen Region die normalen Dimensionen zu geben streben. So erhält dann die Brust ihre normale Höhe entweder durch die Zunahme des Höhendurchmessers der Wirbelkörper oder durch das Erscheinen von Halsrippen. Die Messungen, welche diese Autoren (vor ihnen schon Dwight und Tenchini) zur Stütze ihrer Anschauung beibringen, sind nicht nur viel zu spärlich, um zu Schlussfolgerungen dieser Art zu berechtigen, sondern auch an sich durchaus nicht überzeugend. Im übrigen aber muss man sich fragen, warum denn jene „lois biologiques de l'accommodation" nicht in Kraft treten, wenn die präsacrale Region die normale oder gar eine abnorm hohe Wirbelzahl besitzt, ohne dass die Wirbelkörper niedriger würden und ohne dass in manchen Fällen die Ausbildung von Halsrippen verhindert würde; denn, wirken jene Gesetze, so müssen sie auch in den von den Autoren gar nicht berücksichtigten Fällen von Vermehrung der Wirbel- und Rippenzahl, allerdings in entgegengesetztem Sinne, wirksam sein. Dass sich aber in Wirklichkeit keine Beziehung zwischen dem Vorhandensein von Halsrippen und der Zahl und Höhe der Wirbel feststellen lässt, kann man aus einer grösseren Zahl von Fällen berechnen — man vergleiche in dieser Hinsicht die hier gemessenen Fälle mit Halsrippen: Tabelle 5 Nr. 26, 32, 37, 39, 42; Tabelle 6 Nr. 46, 57; Tabelle 11 Nr. 71, 73, 75, 76, 77, 79; Tabelle 17 Nr. 101, 103, 108.

erscheint es unzulässig, andere gar als „progressive“ aufzufassen und die Zukunftsform des menschlichen Rumpfskeletes aus ihnen zu erschliessen. Abgesehen von Gründen allgemeiner Natur sprechen auch die speziellen Verhältnisse der betreffenden Varietäten gegen eine derartige Verwertung. Denn auch hier sehen wir, dass mit dem „progressiven“ Merkmal, dem Defekt der ersten Rippe, „regressive“ am unteren Rumpfende verbunden sein können. Bei den drei von mir früher geschilderten Objekten mit defekten ersten Rippen ist dies durchwegs der Fall: Im Falle der Figur 13 finden sich 13 Brustwirbel und 8 sternale Rippen; der erste Steisswirbel ist mit dem 5. Kreuzwirbel verwachsen, also, nach Rosenberg, noch nicht ganz an die Steissregion abgegeben; die unvollständige Verwachsung des 1. mit dem 2. Kreuzwirbel entspricht, nach Rosenberg, einem Stadium, in welchem die „Sacralisation“ des 1. Wirbels noch nicht beendet war — dies alles sind „regressive“ Merkmale, im Gegensatze zu den „progressiven“ am oberen Brustende. Auch im Falle der Figur 14 finden sich 13 Brustwirbel; der 5. Lendenwirbel ist linkerseits an das Sacrum assimiliert, das aus nur 4 Wirbeln besteht, aber mit dem 1. Steisswirbel verwachsen ist. Im dritten Falle endlich (Figur 15) finden sich zwar nur 12 Brust-, aber 6 Lendenwirbel; die 12. Rippen sind auffällig lang und das Kreuzbein verhält sich wie im vorigen Falle.

Die früher beschriebenen Fälle mit Defekten der zweiten Rippen muss man wohl im Principe den Fällen mit rudimentären ersten Rippen gleichwertig an die Seite setzen. Im Sinne der Hypothese hätte man sich dann vorzustellen, dass hier der Reductionsprozess bereits die zweite Rippe ergriffen hat — während die erste Rippe noch völlig intakt geblieben ist! In einem Falle, den Lannois (bei einem 18 jähr. Manne) beschrieben hat, sind Defekte der vorderen Abschnitte der (rechten) 2., 3. und 4. Rippe vorhanden, die erste aber ist intakt; in diesem, wie in meinen Fällen finden sich — was auch nicht gerade für

die Hypothese spricht — die Defekte nur auf einer Körperseite vor.

Die Rosenbergsche Hypothese sagt freilich nichts darüber aus, wo dieser Reductionsprozess an den Rippen in der Zukunft Halt machen soll. Aber, selbst wenn sie ihn am oberen Brustende nur auf 1—2, am unteren nur auf sehr wenige Rippen beschränken würde, statuiert sie damit schon eine bedeutende Änderung der Organisationsverhältnisse des Körpers; denn eine so bedeutende Veränderung im Aufbaue der Rumpfwand kann nicht ohne Rückwirkung auf die von der letzteren umschlossenen Organe bleiben.

Bei dieser Sachlage erscheint es mir unzulässig, die Varietäten zu Schlüssen über eine angeblich jetzt schon sich vollziehende, zu einer von der gegenwärtigen wesentlich abweichenden Zukunftsform hinüberleitende Umformung des menschlichen Rumpfskeletes verwerten zu wollen. Ein Vergleich gewisser Varietäten mit als „Ahnenformen" des Rumpfskeletes angesehenen Typen lässt sich zwar ohne Schwierigkeit durchführen; es darf hierbei aber nie vergessen werden, dass diese „Ahnenformen" selbst wieder hypothetischer Natur sind und dass ihre Konstruktion wesentlich im Hinblicke auf die jetzigen Verhältnisse des menschlichen Rumpfskeletes erfolgte. Wie sich diese in Zukunft gestalten werden, darüber erlauben uns unsere gegenwärtigen Kenntnisse keine, auch nur einigermassen berechtigte Schlüsse.

VI. Über die Ursachen des Auftretens der Varietäten.

Nach dem früher Gesagten vermag keine der phylogenetischen Hypothesen eine unanfechtbare oder befriedigende Aufklärung über das Zustandekommen der Varietäten des menschlichen Rumpfskeletes zu geben. Berücksichtigt man, unbeeinflusst von diesen Hypothesen, die für diese Frage besonders wichtigen

ontogenetischen Thatsachen, so ist vor allem darauf hinzuweisen, dass die Zahl der Urwirbel eine nicht unbeträchtlich grössere ist als diejenige der knöchernen Wirbel[1]), und dass auch die Rippenanlagen sich beim Embryo über ein grösseres Gebiet hin verbreitet finden, als es den fertigen Verhältnissen des Rumpfskeletes entspricht. Überblickt man ferner die verschiedenen Typen der Varietäten, so ergiebt sich aus ihnen, dass keine der normalen Grenzen der einzelnen Wirbelsäulenregionen eine unverrückbar feste ist, und dass demgemäss auch die Länge der einzelnen Regionen, sowie die Zahl der sie zusammensetzenden Segmente, variiert.

Nun hängt die Regioneneinteilung der Wirbelsäule sicher auch von der Beziehung des Extremitätenskeletes zum Rumpfe ab, eine Beziehung freilich, die, nach Wiedersheims Untersuchungen, als eine secundäre angesehen werden muss. In erster Linie kommt hierbei die Beziehung zwischen der hinteren Extremität und dem Rumpfe in Betracht, denn, mag die ontogenetische Beziehung zwischen dem Hüftbeine und der Wirbelsäule in dem von Rosenberg oder in dem von Bardeen behaupteten Sinne bestehen, jedenfalls ist sie eine labilere als die zwischen der vorderen Extremität und dem Achsenskelet.

So ist zunächst die Vorstellung erlaubt, dass die von der Norm abweichende verschiedene Einstellung der hinteren Extremität auch eine von der Norm abweichende Regioneneinteilung der Wirbelsäule nach sich zieht; ein abnormer Tiefstand des Beckengürtels also führt eine Vergrösserung des Brust-, bezw. des Lendensegmentes herbei und umgekehrt. Dabei muss die Wirksamkeit eines Correlationsprinzipes angenommen werden, durch

[1]) Diese Thatsache bildet eine der Stützen der phylogenetischen Hypothesen, und dies sicherlich auch mit einem gewissen Rechte. Indessen darf man sie nicht allzu hoch einschätzen. Schon Keibel hat im speciellen ausgeführt, dass man der „Verwertung derartiger Befunde in phylogenetischer Beziehung keine zu schwerwiegende Bedeutung“ beilegen dürfe. (S. 367, Anmerkung 2.)

welches die einer normalen Wirbelsäule zukommenden Charaktere auf der abnormen Wirbelsäule in einer ihren besonderen Verhältnissen entsprechenden Weise verteilt werden — eine Annahme übrigens, der im Prinzipe nichts entgegenzustellen ist, da wir mit solchen Correlationen auch bei der normalen Ontogenese zu rechnen haben. In der That ist auch, wie schon erwähnt wurde, speziell für die Wirbelsäule versucht worden, eine derartige Correlation durch Messungen zu erweisen („volumetrische Compensation").

So könnte also die verschiedene Einstellung der Extremitäten, in erster Linie der hinteren Extremität, zum Achsenskelete als eine der Ursachen des Auftretens von Varietäten des Rumpfskeletes betrachtet werden.

Allein es scheint mir, dass es in allen diesen Fällen noch fraglich ist, ob diese Einstellung selbst nicht etwas Secundäres ist, und ob auch bei ihnen nicht jener Umstand das Primäre darstellt, den man, nach meiner Meinung, überhaupt als die gewöhnliche Ursache der Varietäten anzusehen hat, nämlich die abnorme Segmentierung[1]) der embryonalen Anlage des Achsenskeletes.

Die Annahme, dass die Varietäten der Wirbelsäule in einer von der Norm abweichenden Gliederung des mittleren Keimblattes ihre Ursache haben, ist eine sehr naheliegende, trotzdem aber bisher — von Dwight abgesehen — stets bekämpfte. Der Widerspruch gegen diese Annahme erklärt sich teils damit, dass die betreffenden Autoren ganz auf dem Boden der früher erwähnten Hypothesen stehen, teils aus dem Umstande, dass zureichende Kenntnisse von Varietäten der embryonalen Anlage des Achsenskeletes bisher nicht zur Verfügung standen. Dem letzterwähnten Umstande hätte freilich keine besondere Bedeu-

[1]) Dieser Ausdruck wird hier, wie im folgenden, in dem Sinne gebraucht, dass einzelnen Regionen der Wirbelsäule von vorneherein eine abnorme Zahl von Segmenten zugewiesen wird.

tung beigelegt werden müssen: Da wir von fast allen Vorgängen der Ontogenese Variationen kennen, so ist ihre Annahme auch hier zulässig. In der That hat Bardeen jüngst nachgewiesen, dass eine solche Variation schon bei sehr jungen menschlichen Embryonen (6. Woche) vorkommen kann. Übrigens hat bereits Welcker mitgeteilt, dass er „oft genug", wenn er Muttertier und Embryonen gleichzeitig untersuchte, die Zahl der Wirbel bei dem einen vermehrt, bei dem anderen vermindert fand (1881, S. 179). Daran also, dass schon in einer sehr frühen embryonalen Epoche Variationen der Achsenskelet-Anlage vorkommen, ist nicht zu zweifeln; dann aber ist es auch folgerichtig, diese Variationen als die Grundlage der beim Erwachsenen beobachteten aufzufassen. Dass daneben ein gewisser Einfluss der Stellung des Beckengürtels auf die Gliederung des Rumpfskeletes besteht, wird trotzdem zuzugeben sein, wie denn auch Bardeen ausdrücklich betont, dass die Differenziation in der post-thoracalen Region sehr wesentlich von der Stellung der hinteren Extremität abhängig ist. Aber, trotz normaler Differenzierung dieser Region, kann ja z. B. das Brustsegment selbst abnorm zusammengesetzt sein.

So muss also bei der Erklärung des Zustandekommens von Varietäten des Rumpfskeletes in erster Linie auf die als Variation auftretende abnorme Segmentierung der ersten Anlage desselben zurückgegriffen werden. Ich stimme in dieser Hinsicht vollkommen Dwight bei, ohne freilich mit ihm auch anzunehmen, dass bei der Entstehung dieser Varietäten besondere regulierende Momente, als Ausfluss eines „vital principle", eine wesentliche Rolle spielen.

Bei der Wichtigkeit, die somit den embryonalen Varietäten der Rumpfskelet-Anlage zukommt, wäre es von besonderem Interesse Näheres darüber zu wissen, in welchen Formen und mit welcher Häufigkeit sie auftreten, um entsprechende Vergleiche mit den beim Erwachsenen beobachteten Variationen

durchführen zu können. Leider sind unsere gegenwärtigen Kenntnisse in dieser Hinsicht ganz unzureichende, und nur durch Massen-Untersuchungen an Embryonen wird es möglich sein, sie zu vervollkommnen. —

Die erörterte Annahme einer abnormen Segmentierung der Wirbelsäulen-Anlage erscheint jedoch heute schon geboten, wie die nähere Betrachtung gewisser, bisher noch nicht besprochener Varietäten besonders eindringlich lehrt, nämlich derjenigen, bei welchen es sich um Wirbel-Rudimente handelt. Sehen wir von jenen Fällen (Albrecht, Baur) ab, bei welchen es sich nicht um menschliche Wirbelsäulen handelt, so ist vor allem auf ein von Rokitansky beschriebenes Objekt hinzuweisen: Die Wirbelsäule eines 46 jährigen Weibes besass vier überschüssige Halbwirbel samt den Bogenhälften und deren Fortsätzen. „Sie sind so gestellt, dass sie sich zu beiden Seiten völlig compensieren; es folgt nämlich auf die Duplicität der linken Bogenhälfte des ersten Kreuzwirbels Duplicität der rechten Hälfte des ersten Lendenwirbels, hierauf kommt ein Doppeltsein der linken Hälfte des siebenten Brustwirbels und sodann eine zwischen dem fünften und sechsten Brustwirbel auf der rechten Seite eingeschaltete Wirbelhälfte.“ Entsprechend zwei überzähligen Brustwirbelhälften, einer rechten und einer linken, d. h. also einem überzähligen ganzen Brustwirbel, waren auf jeder Seite 13 Rippen vorhanden, ausserdem noch eine Halsrippe. Die überzähligen Teile hatten naturgemäss Krümmungsanomalien der Wirbelsäule verursacht und zu Verschiebungen der Bogen und Dornfortsätze geführt. — In einem von Reid beschriebenen Falle war zwischen dem achten und neunten rechten Brustwirbel ein halber, keilförmig gestalteter Wirbel eingeschoben.

In einer Wirbelsäule, die D'Ajutolo untersuchte, fanden sich sechs und ein halber Lendenwirbel vor; Varaglia beobachtete eine Lendenwirbelsäule mit zwei Halbwirbeln, von welchen der

eine zwischen dem letzten (13.) Brust- und ersten Lenden-, der andere zwischen dem zweiten und dritten Lendenwirbel eingeschoben war. Derselbe Autor beschrieb eine Wirbelsäule, bei der sich links ein Halbwirbel zwischen dem ersten und zweiten, ein anderer rechts zwischen dem dritten und vierten Halswirbel vorfand. Diesem Falle ähnlich ist der hier in Figur 2 abgebildete: Bei ihm findet sich linkerseits zwischen dem zweiten und dritten Halswirbel ein Wirbelrudiment eingeschoben, das aus dem seitlichen Teile eines Wirbelkörpers, aus einem mit einem Foramen transversarium versehenen Querfortsatze und aus einer Bogenhälfte besteht; die letztere ist mit der des Epistropheus verwachsen und infolgedessen lässt der Dornfortsatz desselben deutlich seine Zusammensetzung aus drei Teilen — zwei normalen und einem accessorischen — erkennen. Dieses Wirbelrudiment entspricht also genau jenem Abschnitte eines normalen Wirbels, der aus dem an der Bogenwurzel auftretenden Knochenkerne hervorgeht: Dem Seitenteile des Körpers und einer Bogenhälfte[1]. — Sehr interessant ist ferner ein von Grimme (S. 35) beschriebener (seiner Ordnungszahl nach jedoch nicht bestimmter) Halswirbel: Er besitzt drei Dornfortsätze; sein „linker Bogenschenkel ist stark verbreitert und läuft nach hinten in zwei Fortsätze aus. Diese Verbreiterung entspricht einem Zusammenwachsen zweier Bogenschenkel, die in ihren Dornfortsätzen noch getrennt geblieben sind.“ Hinsichtlich der Genese dieses Falles spricht sich Grimme ganz richtig dahin aus, dass hier eine anormale Segmentierung vorliege, „die bei vollständiger Durchbildung einen überzähligen Wirbel hätte entstehen lassen“.

---

[1]) Ausserdem ist noch der 3. Wirbel nach hinten offen, da seine linke Bogenhälfte fehlt — sie ist mit der des 4. Wirbels verschmolzen. — Welche sonstigen Momente dieses Skeletes noch dafür sprechen, dieses Wirbelrudiment nicht als 3. Halswirbel, sondern als einen zwischen 2. und 3. Wirbel eingeschobenen Halbwirbel anzusehen, wurde bereits früher (im Kapitel: Halsrippen) näher besprochen.

In der That muss man bei der Erwägung der möglichen Entstehungsart aller dieser Fälle zu dem Resultat gelangen, dass hier keine andere in Betracht kommen kann, als eben eine abnorme (und ausserdem rudimentäre) Segmentierung der ersten Wirbel-Anlage. Denn es ist ganz unwahrscheinlich, dass in diesen Fällen zunächst normale Wirbel angelegt waren, von welchen dann einer oder mehrere zur Rückbildung gelangten. Und im übrigen müsste man auch bei dieser Erklärungsart annehmen, dass die ursprüngliche Segmentierung, was die Gesamtzahl der Wirbel betrifft, eine abnorme war.

Durch eine derartige Vermehrung (beziehungsweise Verminderung) der Wirbelanlagen wird die numerische Beziehung zwischen den Spinalnerven und den Wirbeln, nicht aber die Segmentierung des centralen Nervensystems selbst beeinflusst. Dass aber die numerische Beziehung zwischen Nerven und Wirbeln selbst bei normal aufgebauten Wirbelsäulen eine sehr wechselnde sein kann, ist bereits bei Besprechung des Verhaltens des Nervenplexus erwähnt worden.

Dagegen muss durch die mehr minder grosse Zahl von Urwirbeln, die sich an der Bildung der Wirbelsäule beteiligen, auch die Zahl der Muskelsegmente beeinflusst werden. Angesichts der Verhältnisse der segmental angeordneten Muskeln, z. B. der Musculi intercostales, in Fällen mit 13 oder 14 Brustwirbeln und -Rippen ist dieser Einfluss evident. —

Die letzterwähnten drei Fälle von Halbwirbeln — die von Varaglia, Grimme und mir — sind noch aus einem besonderen Grunde von Interesse, weil sie nämlich einen Abschnitt der Wirbelsäule betreffen, der, im Gegensatze zu den übrigen, in der Reihe der Säugetiere die geringsten Schwankungen in seiner Segmentierung aufweist. Bei fast allen Säugetieren besteht nämlich der Halsteil der Wirbelsäule, wie beim Menschen, aus sieben Segmenten. Nur bei Manatus und Choloepus didac-

tylus finden sich sechs, bei Bradypus torquatus acht, bei Bradypus pallidus neun Wirbel[1]).

Auch von Varietäten der Zahl der menschlichen Halswirbel ist wenig bekannt. Was zunächst ihre Verminderung betrifft, so beschreibt Bolk die Wirbelsäule eines 77 jährigen Mannes, bei der sich 18 präsacrale Wirbel und 12 Rippenpaare vorfanden. Nimmt man an, dass die Brustregion nur aus 11 Wirbeln (und Rippen) besteht, so muss man das erste Rippenpaar als Halsrippen auffassen, und zwar als Halsrippen von einem Ausbildungsgrade und von einer Ähnlichkeit mit normalen ersten Brustrippen, wie sie bisher nicht bekannt geworden sind. Viel berechtigter erscheine dagegen die Annahme, dass 12 Brustwirbel und 12 Rippenpaare vorliegen, dass aber die Halswirbelsäule aus nur sechs Segmenten besteht. — Einen ähnlichen Fall hat auch Dwight (1901, S. 276) beschrieben: Hier folgen auf sechs Hals-, zwölf Brust-, sechs Lenden-, sechs Kreuz- und vier Steisswirbel. —

Was die Deutung seines Falles betrifft, so nimmt Bolk an, dass bei ihm „die intersegmentale Grenze zwischen dem occipitalen und dem vertebralen Segmentbezirke um ein Segment mehr caudalwärts zur Ausbildung gelangte“, wie überhaupt, nach Bolk, die Craniovertebral-Grenze eine labile sein soll[2]). —

[1]) Rosenberg beschreibt eine Halswirbelsäule von Halicore mit 8 Wirbeln. An einem sehr schönen, 2,7 m langen Skelete von Halicore indica in der Sammlung des Prager anatomischen Institutes finden sich 7 Halswirbel, von welchen der letzte auf seiner linken Seite eine kleine, frei bewegliche Halsrippe trägt. Es ist nun interessant, dass die Ausbildung der Höcker der Wirbel und ihrer Querfortsätze an den 5 unteren Halswirbeln rechts und links eine verschiedene ist, und dass sich in dieser Hinsicht dieselben Verhältnisse an den Halswirbeln nachweisen lassen, wie sie bei dem Vorhandensein einer Halsrippe im Vorangegangenen an der Wirbelsäule des Menschen geschildert wurden. Vielleicht werden sich diese Beziehungen als ganz allgemein bei Säugetieren geltend ermitteln lassen.

[2]) Diese Annahme widerspricht den Lehren der vergleichenden Anatomie; denn nach dieser liegt die cranio-vertebrale Grenze bei allen Amnioten an der gleichen Stelle (Fürbringer, Gaupp).

Hält man überhaupt, im Gegensatze zu den betreffenden Autoren, nicht dogmatisch an dem Satze fest, dass die Halswirbelsäule stets nur aus sieben Wirbeln zusammengesetzt ist, so kann man noch eine Anzahl anderer Fälle anders, als es bisher geschah, beurteilen, und auch sie so deuten, als ob sie nur sechs Halswirbel besässen, statt ihnen sieben, mit einem Paare Hals- und nur elf Brustrippen zuzuschreiben. Bolk hat bereits die betreffenden Fälle aus der Litteratur zusammengestellt und ihnen einen weiteren, eigenen hinzugefügt[1]).

Was die Vermehrung der Halswirbelzahl betrifft, so hat sie zwar schon Lebouc q als eine mögliche Wahrscheinlichkeit erörtert[2]), ein einwandfreier Fall von gänzlichem Fehlen der Rippen am Wirbel 8 ist jedoch bisher nicht beobachtet worden. Ich bin in der Lage, über einen solchen Fall (Mus.-Präp. Nr. 1557), von einem 55 jährigen Manne stammend und hier durch die Figuren 18 und 19 abgebildet, zu berichten.

Betrachtet man die in Figur 18 dargestellte Halswirbelsäule, so fällt sofort auf, dass sie abnorm lang ist; zählt man die sie zusammensetzenden Segmente, so zeigt es sich, dass es sieben sind, von welchen aber das zweite abnorm gestaltet ist und sich bei näherer Untersuchung als ein Doppelwirbel erweist, als eine Verschmelzung des zweiten mit dem dritten Wirbel. Diese Verschmelzung ist derart erfolgt, dass die Körper beider

1) Diese Deutung ist aber keine absolut sichere, ja in vielen dieser Fälle gewiss nicht die richtige. Der gute Ausbildungsgrad der dem siebenten Wirbel aufsitzenden Rippen ist noch kein Grund, diesen Wirbel als den ersten Brustwirbel aufzufassen. Sehr lehrreich ist in dieser Hinsicht der von mir (S. 517, Anmerkung) beschriebene Fall, bei welchen der zweifellos siebente Wirbel Rippen trägt, die, ihrem Ausbildungsgrade nach, den ersten Brustrippen gleichstehen.

2) In Fällen, bei welchen die ersten Rippen rudimentär ausgebildet sind, kann man daran denken, dass es sich um einem 8. Halswirbel aufsitzende Hals- und nicht um Brustrippen handle. Zumeist jedoch spricht das nähere Verhalten der Wirbel und Rippen ganz klar gegen diese Deutung, die überhaupt, als die weniger wahrscheinliche, auch auf weniger klare Fälle nicht angewendet werden kann.

Wirbel zu einem einheitlichen Gebilde vereinigt wurden, das jedoch seine Zusammensetzung aus zwei Wirbelkörpern nicht nur durch eine entsprechende Höhe, sondern auch durch die an seiner Vorderfläche eben noch sichtbare Grenze zwischen diesen beiden Körpern erkennen lässt; die Vereinigung der Querfortsätze der beiden Wirbel ist jedoch unterblieben, und so trägt der grosse Wirbelkörper jederseits zwei, im Ganzen also vier, mit je einem Foramen transvers. versehene Querfortsätze; Bogen und Proc. spinosi dagegen sind, wie die Betrachtung von der Seite her lehrt (Fig. 19), einfach, lassen aber ihre Entstehung aus zwei Wirbeln gleichfalls aufs klarste erkennen: Denn an den aus ihrer Verschmelzung entstandenen massigen Gebilden ist die Grenze zwischen den sie zusammensetzenden Componenten auf jeder Seite in Gestalt von Furchen, bezw Leisten der Oberfläche sichtbar, und rechterseits lässt sich deutlich die Stelle erkennen, an welcher die einander zugekehrten Proc. articulares der beiden Wirbel miteinander verwuchsen. — Die Bogenschenkel des oberen Wirbels vereinigen sich nicht in der Mittellinie, so dass dieser Wirbel für sich allein keinen Proc. spinosus besitzt; die mächtigen Bogenhälften des unteren Wirbels dagegen vereinigen sich rückwärts in einer massigen Knochenbrücke, die nach unten hin jederseits in eine breite Zacke ausläuft; mit dieser Knochenbrücke sind die Enden der Bogenhälften des oberen Wirbels verschmolzen, so dass sie den Proc. spinosus beider miteinander vereinigter Wirbel vorstellt. — Bei der Betrachtung von der Seite erblickt man zwischen den Bogenwurzeln ein einem Foramen intervertebrale entsprechendes Loch, das infolge der Verwachsung der beiden Wirbel allseitig und gleichmässig von Knochen umrandet und annähernd kreisförmig gestaltet ist.

Nach dieser Beschreibung kann es keinem Zweifel unterliegen, dass hier zwei Wirbel, und zwar der zweite und dritte Halswirbel miteinander verwachsen sind. Berücksichtigt man

dies bei der Zählung der übrigen Wirbel, zählt man also den dritten freien Wirbel als — was er ja auch wirklich ist — vierten, und so fort, so ergiebt sich, dass erst der neunte Wirbel Rippen trägt, demnach der Halsabschnitt der Wirbelsäule aus acht Wirbeln zusammengesetzt ist.

Unter diesen Umständen ist die nähere Beschaffenheit der unteren, namentlich des achten Wirbels für uns von besonderem Interesse.

Betrachtet man zunächst die Querfortsätze des sechsten und siebenten Wirbels, so findet man, dass sie sich ganz so wie diejenigen derselben Wirbel einer normalen Halswirbelsäule verhalten: Die Tuberc. anter. des sechsten sind mächtig ausgebildet, die des siebenten, namentlich rechts, nur wenig vortretend; rechts ist auch das (durch eine Knochenspange geteilte) Foramen transvers. enger als das des sechsten Wirbels, ein Verhalten, das sich bekanntlich häufig bei einem normalen siebenten Halswirbel vorfindet. Was die Dornfortsätze betrifft, so sind ihre Enden am vierten und fünften Wirbel verbreitert und enden in zwei Zacken; das des sechsten läuft gleichfalls in zwei, durch einen tiefen, breiten Einschnitt voneinander geschiedene Höcker aus, das des siebenten dagegen ist ungeteilt, an seiner freien Fläche geglättet. Alle diese Charaktere (wie auch die Art der Gelenkflächen der Proc. articul. und die Gestalt der Wirbelkörper) lassen diese Wirbel als dem sechsten bezw. siebenten Wirbel einer normalen Halswirbelsäule gleichwertig erscheinen — ein Umstand, der einen weiteren Beweis für die Richtigkeit der Auffassung bietet, dass in jenem Doppelwirbel eine Verschmelzung des zweiten und dritten Halswirbels vorliegt[1]).

Da somit die normalen Charaktere einer Halswirbelsäule auch in unserem Falle auf die ersten sieben, also nicht auf alle das Halssegment zusammensetzenden Wirbel verteilt sind, erscheint der achte Wirbel als ein accessorisches, zwischen Hals-

[1]) Es sei dies hier schon mit Rücksicht auf die spätere Besprechung von Halswirbel-Verwachsungen und ihrer Deutung betont.

und Brustteil der ganzen Säule eingeschobenes Element. Denn, als Brustwirbel kann er nicht bezeichnet werden, da ihm die Rippen fehlen; als reinen Halswirbel kann man ihn aber auch nicht ansprechen, denn die sieben Wirbel über ihm bilden in ihrer Gesamtheit eine — bis auf die Verwachsung des zweiten mit dem dritten Wirbel — normale Halswirbelsäule.

Man könnte nun vielleicht auf den Gedanken kommen, dass dieser Wirbel in Wirklichkeit der erste Brustwirbel sei, dessen Rippen aber — als Maximum der früher von ihnen beschriebenen Defektzustände — vollkommen rückgebildet sind. Hier läge also wirklich ein Fall der nach Rosenbergs Hypothese in Zukunft allgemein werdenden vollständigen Rückbildung des ersten Rippenpaares vor, also ein Beweis für Blanchards Annahme, dass der Menschentypus mit acht Halswirbeln heute schon in Bildung begriffen sei.

Indessen ergiebt die nähere Untersuchung, dass dieser Wirbel auch nicht als Brustwirbel mit rückgebildeten Rippen anzusprechen ist. Die Form seines Körpers, der Gelenkflächen seiner Processus articulares und seines Dornfortsatzes lassen ihn den Halswirbeln verwandter erscheinen; hiefür spricht auch die Form seiner mit einem Foram. transvers. versehenen Querfortsätze, die ganz so aussehen, wie diejenigen eines siebenten Halswirbels mit festgewachsener Halsrippe.

Wenn sich bei Halsrippen manchmal ein selbständiges, mit dem vertebralen nicht verbundenes sternales Rippenrudiment vorfindet (vergl. Fig. 7), so lässt sich auch hier ein offenbar gleichwertiges, etwa 1 cm langes, dem rechten oberen Seitenrande des Manubrium sterni aufsitzendes Knochenstück nachweisen[1]). Auch vollzieht sich der Wechsel in der Stellung der

[1]) Man könnte allerdings auch vermuten, dass im verlängerten Querfortsatze das vertebrale und in dem sternalen Knöchelchen das sternale Rudiment einer ersten Brustrippe vorliegen. Gegen diese Deutung spricht aber die Gestalt des Querfortsatzes dieses und die Form des ersten rippentragenden Wirbels, sowie das Verhalten seiner Rippen.

Gelenkflächen zwischen den unteren Proc. articulares dieses und den oberen des ersten rippentragenden Wirbels. Diesen als ersten Brustwirbel anzusehen verpflichten uns wiederum seine allgemeinen Charaktere und seine Rippen. Sie werden nur von diesem Wirbel getragen, setzen sich an der für die ersten Rippen charakteristischen Stelle am Sternum an und besitzen — von einer der Norm gegenüber etwas geringeren Torsionskrümmung abgesehen, die eine Folge ihres relativen Tiefstandes am Rumpfe sein mag — alle Charaktere erster Brustrippen; das ihnen folgende normale Rippenpaar setzt sich an der den zweiten Rippen zukommenden Stelle am Brustbeine an.

Im übrigen besass die Wirbelsäule zwölf Brust- und fünf Lendenwirbel; zwölf Rippenpaare waren vorhanden, von welchen das zwölfte je 6 cm lang war, und sieben Rippen traten jederseits an das Sternum heran.

Alle diese Umstände nötigen uns, den achten Wirbel als accessorisches Element der Halswirbelsäule zuzurechnen. Selbst wenn man ihn als „Übergangswirbel" auffassen will, muss hervorgehoben werden, dass er der Halswirbelsäule jedenfalls näher steht als der Brustregion.

Die geschilderten Fälle lehren, dass auch die Cervico-Dorsalgrenze der Wirbelsäule, und mit ihr die Länge des Halsabschnittes, Schwankungen unterworfen ist, wenn auch ungleich seltener als die Grenzen zwischen den anderen Regionen der Wirbelsäule. Auch die Halswirbelsäule kann also aus einer abnormen Zahl von Segmenten zusammengesetzt sein, sei es aus dem Grunde, weil, wie Bolk annimmt, die cranio-vertebrale Grenze schwankt, oder weil ihr ein sonst zu einem Brustwirbel sich differenzierendes Element als accessorisches Gebilde angegliedert wird.

Über die Ursachen dieser Schwankung der Grenzen (oder: der abnormen Segmentierung) vermag man (ausser den früher erwähnten Beziehungen zum Extremitätenskelet) nichts Bestimmtes

anzugeben. Speciell die besondere Differenzierungsart der Übergangswirbel an den Grenzen der abnorm zusammengesetzten Regionen mag wesentlich von den der Norm gegenüber veränderten Beziehungen zur Nachbarschaft (z. B. achter Wirbel — keine Rippen) beeinflusst werden, wie denn Bardeen überhaupt auch die normale Differenzierung der — ursprünglich gleich geformten — Wirbel wesentlich als eine Folge von Nachbarschaftseinflüssen auffasst. —

Der zuletzt beschriebene Fall bot, ausser der abnormen Zusammensetzung der Halswirbelsäule, noch ein interessantes Verhalten dar, nämlich die Verwachsung des zweiten mit dem dritten Wirbel. Nichts deutet darauf hin, dass ein pathologischer Prozess, wenigstens in der postfetalen Periode, die Ursache dieser Verwachsung gewesen ist; die Synostose muss entweder angeboren gewesen sein, ihre Ursache reicht dann in eine sehr frühe fetale Epoche zurück, oder sie ist erst während des Lebens (vor Abschluss des Knochenwachstums) erfolgt, aber ohne eine typische Knochenerkrankung. Nun sind Verwachsungen einzelner Halswirbel miteinander wiederholt beschrieben worden (vergl. die Dissertation von Grimme). Bekannt ist die nicht allzu seltene Ankylose zwischen Atlas und Hinterhaupt[1]). Sel-

[1]) An den sechs in unserem Museum befindlichen Fällen von Synostose des Atlas mit dem Hinterhaupte lässt sich folgendes konstatieren. An allen Objekten ist die Verwachsung zwischen Massa later. atlantis und der dem Proc. condyl. des Hinterhauptbeines entsprechenden Stelle vorhanden; die übrigen Teile des Atlas sind in verschiedenem Grade synostosiert; vorderer Bogen des Atlas und Hinterhaupt sind, in der Mittellinie wenigstens, zumeist voneinander getrennt; die hinteren Bogenhälften sind teils frei, teils verwachsen. Bei einem Objekte (Nr. 3688) ist nur der vordere Abschnitt der linken Hälfte des Atlas verwachsen; bei einem anderen (Nr. 2079) der vordere Abschnitt, die linke Bogenhälfte ist frei, die rechte fehlt; bei einem dritten (Nr. 3816) der ganze Atlas bis auf die rechte Bogenhälfte. Auch in Nr. 2882 liegt hochgradige Verwachsung (combiniert mit der zwischen 2. und 3. Halswirbel) vor; die hinteren Bogenhälften sind nicht unterscheidbar, weil offenbar ganz mit dem Hinterhaupt verschmolzen. Dies gilt zum Teile auch von der linken Bogenhälfte des Atlas eines anderen Objektes (Nr. 3802), dessen

tener ist die Synostose zwischen den beiden ersten Wirbeln. Grimme erwähnt, ausser seinem eigenen, noch zwei Fälle von Schwegel und einen von Holl; in einem mir vorliegenden (Mus.-Praep. Nr. 687) sind die beiden Wirbel rechterseits miteinander verwachsen, links ist zwischen den Gelenkflächen der Proc. articul. noch ein Spalt vorhanden und sind die Bogenhälften beider Wirbel frei; der Zahn des Epistropheus ist mit dem vorderen Bogen des Atlas verwachsen. — Die uns hier speziell interessierende Synostose zwischen zweitem und dritten Wirbel ist bereits wiederholt beobachtet worden, so von Lebouсq (zwei Fälle), Dwight (vier Fälle) und besonders von Grimme (neun Fälle). Lebouсq hatte auf Grund gewisser Furchen an der Wirbeloberfläche und mit Rücksicht auf die Lage der Gelenkflächen angenommen, dass es sich bei diesen Fällen um eine Verdoppelung des Epistropheus handelt. Diese Annahme ist, wie schon aus der früheren Beschreibung, die im Princip auch mit der von den anderen Autoren übereinstimmt, hervorgeht, unberechtigt, wie auch Dwight und Rosenberg betonen. — Die verschiedenen Grade der Synostosierung dieser beiden Wirbel zeigen auch noch fünf andere Fälle, über die ich berichten kann. Bei dem einen (ohne Nummer) ist die Grenze zwischen den beiden Wirbelkörpern vorne noch sehr deutlich sichtbar, ja sogar noch ein Rest der Zwischenwirbelscheibe vorhanden; links sind die beiden Bogenhälften miteinander verwachsen, rechts dagegen nur zum Teile; sie enden

rechte Bogenhälfte frei ist. Endlich ist der Atlas bei einem Falle (Nr. 3148) ganz schief angewachsen, so nämlich, dass seine linke Hälfte nach unten und lateral stärker geneigt ist als die rechte; die rechte Bogenhälfte ist rudimentär ausgebildet, der Bandapparat des Dens epistrophei verknöchert. — Das Verhalten der hinteren Bogenhälfte des Atlas und der hinteren Umrandung des Foramen occipit. deutet darauf hin, dass es sich in diesen Fällen um einen die normale Ausbildung des Atlas sowohl, wie auch des Hinterhauptes hemmenden Prozess handelte. — Kollmann und Bolk haben jüngst Fälle von Assimilation des Atlas an das Hinterhaupt beschrieben und ihrer Bedeutung nach näher erörtert.

hier frei mit rechts von der Mittellinie vorragenden Spitzen; die Verwachsungsstellen der Processus articulares sind als Firste deutlich markiert. Bei einem weiteren Falle (Mus.-Präp. Nr. 3499) findet sich an der Vorderfläche nur noch eine seichte Furche, als Grenze zwischen den beiden Wirbelkörpern; die Bogen sind, bis auf partielle Verwachsungen ihrer linken Hälften, frei. Bei den anderen drei Objekten ist die Verschmelzungsstelle der Wirbelkörper nur noch an einem vortretenden Wulste oder an einer Rauhigkeit der vorderen Wirbelfläche zu erkennen; bei dem einen (ohne Nummer) sind zwar auch die Bogen miteinander verschmolzen, jedoch so, dass sie voneinander noch wohl unterscheidbar sind, wobei der Bogen des zweiten den des dritten Wirbels umfasst; bei dem zweiten Objekte (Mus.-Präp. Nr. 2289, Skelet eines Tirolers) ist diese Unterscheidung nur links gut möglich und bei dem dritten (Mus.-Präp. 2882) überhaupt nicht mehr sicher durchführbar. Die (doppelten) Querfortsätze besitzen normale Configuration, nur in einem (dem an dritter Stelle genannten) Falle sind sie, besonders rechts, rudimentär ausgebildet. An keinem Objekte kann es zweifelhaft sein, dass hier zweiter und dritter Wirbel miteinander verschmolzen sind.

Auch zwischen den folgenden Halswirbeln können solche Verwachsungen eintreten. Ein Präparat (Mus.-Präp. Nr. 3285) zeigt diese Verschmelzung zwischen dem vierten und fünften Wirbelkörper; die Querfortsätze sind frei, ebenso die Dorne; Bogen und Proc. articul. dagegen sind miteinander verwachsen, doch sind ihre Ränder noch unterscheidbar. Ein zweites Objekt (Mus.-Präp. Nr. 760), das leider nicht näher bezeichnet ist, betrifft wahrscheinlich die gleichen Wirbel; bei ihm sind nur die Wirbelkörper vollständig verschmolzen, die übrigen Bestandteile der Wirbel liegen einander nur (allerdings sehr enge) an. — An einem männlichen Skelet (Nr. 4660) findet sich die Verwachsung zwischen den drei unteren, an zwei anderen Objekten zwischen

den beiden letzten Halswirbeln vor. Die letzterwähnte Synostose zwischen sechstem und siebenten Wirbel ist auch von Ancel und Sencert, eine Verwachsung aller sechs unteren Halswirbel von Rokitansky beobachtet worden.

Wenn auch in sehr verschiedenem Grade, so werden doch alle diese Synostosen Folgen für die Beweglichkeit der Halswirbelsäule nach sich ziehen. In besonderem Masse wird dies für die Synostosen der beiden ersten Wirbel gelten.

In vielen der bisher bekannt gewordenen Fälle lassen sich am Skelete unzweideutige Merkmale dafür ausfindig machen, dass die Verwachsung auf eine postfetale Erkrankung des betreffenden Individuums zurückzuführen ist; in anderen aber ist dies nicht möglich, die Synostose ist angeboren, oder, zwar nach der Geburt entstanden, aber nicht durch den Einfluss einer besonderen Knochenerkrankung. Für diese Fälle kann man, soweit es sich um angeborene Synostosierungen handelt, nach Grimme, an zwei mögliche Ursachen denken: Einmal an „abnorme Druckverhältnisse, die zur Zeit der Verknöcherung eingesetzt und die Wirbel komprimiert haben. Dabei sind die zwischen den Verknöcherungspunkten der Körper gelegenen Teile, die normaler Weise zu den Ligam. interv. werden, ganz oder teilweise zugrunde gegangen; die Wirbel haben sich berührt und sind miteinander verwachsen.“ Besonders bei jenen Synostosen, welche zu Asymmetrien geführt haben, wird an diese Ursache zu denken sein. — Als eine weitere Ursache kann eine vermehrte Wachstumsenergie der einzelnen Knochencentren, speciell der in den Körpern gelegenen, angenommen werden; auf Kosten der Intervertebralscheiben kommt es dann zu einer Vergrösserung der Körper und zu einer nach und nach erfolgenden Verschmelzung derselben.

Es erscheint mir jedoch nicht unwahrscheinlich, dass zum mindesten einzelne dieser Fälle von Wirbelverwachsung (nicht pathologischer Natur) erst während des Lebens des betreffenden

Individuums, vielleicht durch besondere funktionelle Inanspruchnahme der bezüglichen Wirbel, sich ausbildeten, wofür die nachfolgenden Angaben Anhaltspunkte gewähren.

Im Hinblick auf diese speciellen Fälle nämlich ist es gewiss nicht ohne Interesse, darauf hinzuweisen, dass es Tiere giebt, bei welchen Synostosen speciell der Halswirbel ganz konstant vorkommen, und zwar trifft dies vor allem für einige Arten der Wale zu. Wir verdanken hierüber Reche eine genaue Untersuchung, die zu biologisch sehr interessanten Resultaten geführt hat. Denn aus ihr geht der Einfluss, den die Funktion auf die Form eines Organes und speciell auch auf die Verwachsung ausübt, in klarster Weise hervor.

Da die Wale von landbewohnenden Vorfahren abstammen, so müssen wir annehmen, dass ihre Halswirbelsäule ursprünglich im wesentlichen ebenso gestaltet war, wie die der Landsäugetiere. Das wird auch durch die entsprechenden Verhältnisse bei den fossilen Bartenwalen und Odontoceten bewiesen. Heute dagegen weist die Halswirbelsäule Reductions- und gleichzeitig Verfestigungserscheinungen auf. Die ersteren sind die Folge eines Funktionsverlustes: Im Wasser brauchte die Halswirbelsäule den Kopf nicht mehr, oder nicht mehr in so ausgiebiger Weise zu tragen, als früher, das Wasser selbst besorgte dies. Da nun auch noch eine zweite wichtige Tätigkeit, die den Kopf zu bewegen nämlich, reduciert oder ganz aufgehoben wurde, so blieb nur noch die passive des Verbindens von Schädel und Rumpf übrig. Die Folge waren Reductionserscheinungen an den Wirbeln, die zu einer Verkürzung der Halswirbelsäule führten. Sie wurden durch den Zug der infolge des Wasserlebens stark entwickelten Längsmuskeln begünstigt. Da sich diese Muskeln bei den meisten Cetaceen vorne nur am Atlas und Epistropheus (und Schädel) anheften, so wurden die hinteren Wirbel (d. h. der dritte bis siebente) zwischen den vorderen und hinteren Anheftungspunkten dieser Muskeln eingeklemmt

und mussten daher besonders stark reduciert werden, während Atlas und Epistropheus infolge Funktionssteigerung an Grösse gewannen. Die bedeutenden individuellen Variationen der Reduction weisen darauf hin, dass sie noch nicht abgeschlossen ist. Die verschiedenen Grade der Verkürzung bei den einzelnen Arten aber stehen in gutem Einklang mit der verschiedenen funktionellen Inanspruchnahme des Halses beim Schwimmen und Nahrung suchen dieser Arten.

Diese besondere Funktion verlangte bei einzelnen Arten auch Verfestigungseinrichtungen des Halses, um den Kopf sehr fest und möglichst unbeweglich mit dem Rumpfe zu verbinden — eine unumgänglich notwendige Vorbedingung für das schnelle, durch eine von rückwärts her wirkende Kraft (Schwanzflosse) verursachte Schwimmen. Am Skelete ist diese Verfestigung durch zwei Faktoren erreicht worden: Teils durch Vergrösserung des Querschnittes der Halswirbelsäule, teils durch Verschmelzungen der Wirbel miteinander. Die letzteren finden sich entweder gelegentlich — als Folge von Entzündungen oder Verletzungen (durch Harpunen) — oder aber regelmässig bei allen Exemplaren einer Art. In letzterem Falle lässt sich wiederum ein funktioneller Einfluss, und zwar auf die Zahl der verschmolzenen Wirbel, erkennen. Bei den meisten Delphiniden synostosieren nur die ersten zwei oder drei, bei Phocaena, Globiocephalus, Pseudorca, Grampus, bei den Ziphininae, Physeterinae und Balaenidae können alle, beziehungsweise die ersten fünf oder sechs, oder alle Halswirbel bis auf den Atlas miteinander verwachsen sein. Von besonderem Interesse ist ferner die Thatsache, dass diese offenbar erst im Laufe der Stammesgeschichte erworbene Verfestigungseinrichtung heute bei gewissen Arten von Cetaceen schon in frühen Embryonalepochen sich nachweisen lässt, bei Balaenoptera z. B. schon im Knorpelstadium; bei anderen Arten wiederum existiert nur ein gemeinsames Verknöcherungscentrum für mehrere Wirbel. Äusserlich dagegen

treten noch Reminiscenzen an die Vorfahren auf, denn junge Embryonen zeigen, nach Kückenthal, im Gegensatze zu den erwachsenen Tieren, „einen deutlich vom Rumpfe durch einen Halsteil geschiedenen Kopf, der, wie bei allen Landsäugetieren, zum Rumpfe in einem deutlichen Winkel geneigt ist“.

Reche weist nun darauf hin, dass sich diese Verhältnisse der Halswirbelsäule auch bei anderen Wirbeltieren vorfinden, wenn sie durch Annahme des Wasserlebens unter gleiche Einflüsse gerieten wie die Wale. Bei den zum Wasserleben übergegangenen fossilen Ichthyosauriern ist der Hals äusserlich ganz verschwunden und er besitzt nur noch zwei Wirbel, nämlich Atlas und Epistropheus; diese sind bei jungen Exemplaren meist frei, bei alten immer verschmolzen. Die übrigen Wirbel sind ganz unterdrückt, oder zum Teil in die Rückenregion einbezogen worden. Von Säugetieren, die infolge des Wasserlebens den Cetaceen ähnliche Formen gewannen, wäre auf die Sirenen hinzuweisen; ausser Reductionen, besonders der hinteren Wirbel, lässt sich noch eine Verschmelzung der zweiten und dritten Wirbel bei älteren Exemplaren von Manatus und dem ausgestorbenen Halitherium nachweisen. — Bei nicht im Wasser lebenden Tieren kommen reine Verkürzungen (ohne Verschmelzung) nicht vor, Verschmelzungen finden sich, und zwar wiederum nur in Fällen, in welchen es die Funktion erfordert, bei einigen Edentaten, Insectivoren und Nagern. So sind bei den Gürteltieren in der Regel die Wirbel zwei und drei, manchmal auch zwei bis fünf; bei Talpa die Wirbel zwei, drei und vier, bei Siphneus die fünf hintersten Halswirbel miteinander verwachsen. Ganz eigenartig ist das Verhalten beim fossilen Glyptodon: Bei ihm ist der Epistropheus mit den folgenden vier Wirbeln verwachsen und dieser Complex articuliert mit dem siebenten Halswirbel, der seinerseits mit den zwei ersten Brustwirbeln verwachsen ist. Diese Einrichtung steht mit der Zurückziehbarkeit des Halses in den Panzer in Beziehung.

So sehen wir als Folgen ähnlicher Einflüsse ähnliche Veränderungen der Halswirbelsäule auftreten, und zwar in manchen Fällen nachgewiesenermassen eine Synostosierung von Wirbeln erst im postfetalen Leben, ohne pathologische Ursache, nur als Folge der funktionellen Inanspruchnahme.

Inwiefern nun die (nicht pathologischen) Synostosen der Halswirbel des Menschen, namentlich diejenigen des zweiten und dritten, durch funktionelle Momente bedingt oder beeinflusst werden, ist unbekannt. Auffällig ist es gewiss, dass bei den zuletzt erwähnten Landtieren u. a. constant gerade Wirbel zwei und drei miteinander verwachsen sind, eine Synostose, die anscheinend auch beim Menschen die häufigste ist. Vielleicht liegt das daran, dass die Gelenke zwischen diesen Wirbeln für die Beweglichkeit des Halses von geringerer Bedeutung als die übrigen sind, so dass infolge dessen gerade diese Wirbel leichter verwachsen können und dann die Festigkeit der Halswirbelsäule zu erhöhen vermögen. — Jedenfalls dürfte es nach den angeführten Thatsachen nicht unberechtigt erscheinen, wenigstens auf die Möglichkeit einer Beziehung zwischen der (nicht pathologischen) Synostose menschlicher Halswirbel und einer speciellen Funktion in den betreffenden Fällen hinzuweisen, wenn uns auch bisher keinerlei sichere Angaben hierüber vorliegen. —

Kehren wir nach dieser Abschweifung zu unserem eigentlichen Thema zurück.

Die Varietäten der Wirbelsäule wurden im Früheren auf Variationen der embryonalen Segmentierung zurückgeführt. Als solche sind sie nur der specielle Ausdruck einer allgemeinen, an allen Organen sich kenntlich machenden Eigenschaft des Organismus — nämlich seiner Variationsfähigkeit. Es ist daher nicht notwendig, ja es steht zum Teil sogar nicht im Einklang mit den Thatsachen, in diesen Variationen den Effect eines den Organismus beherrschenden phylogenetischen Principes zu erblicken. Zwar kann man das Resultat dieser Variationsfähig-

keit in manchen Fällen phylogenetischen Vorstufen des Rumpfskeletes gleichstellen — vorausgesetzt, dass unsere phylogenetischen Vorstellungen richtig sind —, aber an sich sind die Variationen doch nur der Effekt einer allen Organismen innewohnenden Variabilität. Diese wird zwar allem Anscheine nach bis zu einem gewissen Grade von der phyletischen Entwickelung beeinflusst, doch nicht von ihr verursacht oder beherrscht.

Der Grad dieser Variabilität wird erst durch zukünftige, mit den Methoden Batesons und Galtons ausgeführte Massenuntersuchungen an Embryonen und an Erwachsenen[1]) ermittelt werden können. Heute kann man nur sagen, dass es sich um Variationen handelt, die um einen als Norm angesehenen Mittelzustand in ungleichem Grade schwanken. So geht aus den früheren Feststellungen (Tabelle 1) z. B. hervor, dass eine Vermehrung der Zahl der präsacralen Wirbel häufiger vorkommt als ihre Verminderung.

Die Variationen der Rippenzahl sind zum Teil eine Folge der Wirbel-Variationen: Wird eine grössere (oder kleinere) Zahl von Brustwirbeln angelegt, so ist damit auch eine grössere (oder kleinere) Rippenzahl bestimmt. Ist die letztere bei normaler Wirbelzahl erhöht (durch Hals- oder Lendenrippen), so liegt das Endstadium der Entwickelung von konstanten embryonalen Anlagen (an Hals- und Lendenwirbeln) vor: eine Entwickelung, die für gewöhnlich ausbleibt. Warum diese normaler Weise eintretende Entwickelungshemmung in den betreffenden Fällen ausblieb, ist unbekannt; und wenn gerade bei ihnen das

---

1) Auch vergleichend-anatomische statistische Untersuchungen dieser Art wären von Interesse. Nur spärliche Angaben lassen sich heute auffinden. Sehr interessant ist in dieser Beziehung eine Arbeit von Keith, die sich mit den Varietäten der Wirbelzahl bei Affen beschäftigt. Die Variationsbreite ist hier im allgemeinen grösser als beim Menschen: die Schwankungen um die Norm sind sehr verschieden, in manchen Fällen finden sie nur nach einer Richtung statt u. a. m.

Resultat hypothetischen Vorfahren-Formen entspricht, so folgt daraus allein noch nicht, dass hier eine „phylogenetische Reminiscenz" das ursächliche Moment bildete.

Von diesen Variationen sind, nach meiner Meinung, wohl zu unterscheiden diejenigen mit Defektbildungen der ersten Rippen.

Schon bei der Beschreibung des ersten meiner betreffenden Fälle (Fig. 13) ist hervorgehoben worden, dass sich bei ihm eine ganze Reihe von Anomalien vorfindet, darauf hindeutend, dass hier eine die normale Entwickelung der Knochen im allgemeinen hemmende Ursache bestanden haben muss. Dann aber ist es eine selbstverständliche Folgerung, auch den Defekt des ersten Rippenpaares auf diese Entwickelungshemmung zurückzuführen. Ähnliche Abweichungen von der Norm berechtigen uns, auch bei den zwei anderen früher erörterten Fällen das gleiche anzunehmen; auf solche Abweichungen wird ferner auch bei einigen in der Litteratur beschriebenen Fällen ausdrücklich hingewiesen; wenn dies nicht überall oder nicht häufig geschah, so liegt dies wohl daran, dass das Verhalten der übrigen Skeletteile entweder nicht genauer untersucht, oder nicht genauer beschrieben wurde.

Bei dieser Sachlage stehe ich nicht an, die Defektbildungen der ersten Rippen auf eine die normale Knochenentwickelung hemmende, also pathologische Ursache zurückzuführen. Diese Ursache erstreckt ihre Wirkung — allerdings in verschiedenem Grade — in den meisten Fällen wahrscheinlich auf alle oder sehr viele Teile des Skeletsystems (vgl. Fall der Figur 13); in anderen scheint sie streng lokal begrenzt zu sein und nur auf die eine oder andere Rippe zu wirken.

Dass es mit der Rosenbergschen Hypothese nicht in Einklang zu bringen ist, wenn wir diese Defekte auch einseitig, ja sogar, unter Übergehung des ersten Rippenpaares, an anderen als den ersten Rippen nachweisen konnten, wurde bereits betont. Nehmen wir aber eine pathologische Ursache an, so werden

uns die Fälle mit einseitigem Rippendefekt, die hier beschriebenen der zweiten Rippen, wie auch z. B. der von Lannois geschilderte, ohne weiteres klar.

Wenn allerdings das erste Rippenpaar am häufigsten Defekte aufweist, so mag seine mehr exponierte Lage, oder irgend ein anderer, uns vorderhand unbekannter Umstand die Veranlassung dafür bilden, dass der pathologische Prozess hier leichter als anderwärts seine Wirkung zu entfalten vermag.

Was den Zeitpunkt des Einsetzens dieses Prozesses betrifft, so ist er wahrscheinlich für viele Fälle in die erste Verknöcherungsperiode zu verlegen. Denn häufig wird der defekte Rippenabschnitt noch durch einen wohl entwickelten Knorpelstreif repräsentiert. In anderen Fällen mag die entwickelungshemmende Ursache schon vor dieser Periode eingesetzt haben.

Von den übrigen Varietäten des Rumpfskeletes sind demnach die Defektbildungen der ersten Rippen principiell verschieden. Nichts berechtigt uns, sie als die ersten Versuche zu einer langsam erfolgenden Umformung des menschlichen Rumpfskeletes aufzufassen.

Die Verwertung von Varietäten zu derartigen Schlussfolgerungen scheint mir überhaupt schon aus einem principiellen Grunde sehr anfechtbar zu sein. Sie geht nämlich von der durch Darwin verfochtenen Annahme aus, dass die Artumwandlung durch die allmählich auftretende Häufung und graduelle Steigerung ursprünglich kleiner Variationen erfolgt. Diese Hypothese ist aber bekanntlich durch die neueren Untersuchungen über Artwandlung so sehr erschüttert worden, dass ihre Verwertung in dem obigen Sinne nicht als berechtigt anerkannt werden kann.

Litteraturverzeichnis.

Das Verzeichnis enthält nicht alle casuistischen Mitteilungen; in dieser Hinsicht sei auf die Litteraturangaben in den Arbeiten von Adolphi, Bardeen und Rosenberg verwiesen.

1. Aeby, Ch., Die Altersverschiedenheiten der menschlichen Wirbelsäule. Arch. f. Anat. u. Entwickelungsgesch. 1879.
2. Albrecht, P., Über den Proatlas, einen zwischen dem Occipitale und dem Atlas der amnioten Wirbeltiere gelegenen Wirbel und den N. spinalis I. s. proatlanticus. Zoolog. Anz. 3. 1880.
3. — Note sur une hémivertèbre gauche surnuméraire de Python Sebae Dum.-Bull. Musée R. d'hist. nat. Belg. 2. 1883.
4. Ancel, P., et Sencert, L., Variation numérique de la colonne vertebrale. C. r. d'assoc. anat. Lyon. 1901.
5. — — Les variations des segments vertebro-costaux. Bibl. anatom. 10. 1901.
6. — — Des quelques variations dans le nombre des vertèbres chez l'homme. Journ. de l'anat. et de la phys. 38. 1902.
7. Adolphi, H., Über Variationen der Spinalnerven und der Wirbelsäule anurer Amphibien. Morph. Jahrb. 19. 1892.
8. — Über die Wirbelsäule und den Brustkorb von zwei Hunden. Ebendas. 27. 1899.
9. — Über die Variationen des Brustkorbes und der Wirbelsäule des Menschen. Ebendas. 33. 1905.
10. Bardeen, Ch. R., Costo-vertebral variation in man. Anat. Anz. 18. 1900.
11. — Numerical vertebral variation in the human adult and embryo. Ebendas. 25. 1904.
12. — The development of the thoracic vertebrae in man. Americ. Journ. of Anat. 4. 1905.
13. — Studies on the development of the human skeleton. Americ. Journ. of Anat. 4. 1905.
14. Bardeen and Lewis, Development of the limbs, body-wall and back in Man. Americ. Journ. of Anat. 1. 1901.
15. Bardeen and Etting, A statistical study of the variations in the formation and position of the lumbar-sacral plexus in man. Anat. Anz. 19. 1901.

16. Baur, G., On intercalation of vertebrae. Journ. of Morph. 4. 1891.
17. — The Proatlas, Atlas and Axis of the Crocodilia. Americ. Naturalist. 1886.
18. Blanchard, La septième côte cervicale de l'homme. Revue scientifique. 1. 1885. (Cit. nach Rosenberg.)
19. Blessig, E., Eine morphologische Untersuchung über die Halswirbelsäule der Lacerta vivipara Jacq. Inaug.-Dissert. Dorpat. 1885. (Nach Rosenberg.)
20. Bolk, L., Kürzere Mitteilungen aus dem Anatom. Institute zu Amsterdam. II. Morph. Jahrb. 29. 1902.
21. Bolk, L., Zur Frage der Assimilation des Atlas am Schädel beim Menschen. Anatom. Anz., 28. 1906.
22. Cunningham, J., The neural spines of the cervical vertebrae as a race-character. Journ. of anat. and physiol. 20. 1886.
23. D'Ajutolo, G., Contribuzione allo studio delle varietá numeriche delle vertebre. Il Morgagni. Milano. 1888. (Cit. nach Rosenberg.)
24. Davidoff, M., Über die Varietäten des Plexus lumbo-sacralis von Salamandra macul. Morph. Jahrb. 9. 1884.
25. Dukes, L., Anomalies in the cervical and upper thoracic region, involving the cervical vertebrae, first rib and brachial plexus. Journ. of anat. and phys. 36. 1902.
26. Dwight, Th., Description of the human spines showing numerical variation in the Warren museum of the Harvard medical school. Memoirs of the Boston soc. of nat. history. 5. 1901 und Anat. Anz. 19. 1901.
27. — Numerical variation in the human spine. Anat. Anz. 28. 1906.
28. Eggeling, H., Zur Morphologie des Manubrium sterni. Festschrift z. 70. Geburtstage von E. Häckel. Jena. 1904.
29. Eisler, P., Der Plexus lumbo-sacralis des Menschen. Halle. 1892.
30. Froriep, A., Zur Entwickelungsgeschichte der Wirbelsäule insbesondere des Atlas und Epistropheus und der Occipitalregion. II. Beobachtung an Säugetierembryonen. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. 1886.
31. Fürbringer, M., Zur Lehre von den Umbildungen der Nervenplexus. Morph. Jahrb. 5. 1879.
32. — Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel. Amsterdam. 1888.
33. — Über die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen und ihre vergleichende Morphologie. Festschrift für Gegenbaur. Leipzig. 1897.
34. Gaupp, E., Die Metamerie des Schädels. Ergebnisse d. Anat. u. Entwickelungsgesch. Bd. 7. 1897.
35. — Das Chondrocranium von Lacerta agilis. Anat. Hefte. H. 49. 1900.
36. Gräfenberg, E., Die Entwickelung der Knochen, Muskeln und Nerven der Hand und der für die Bewegungen der Hand bestimmten Muskeln des Unterarms. Anat. Hefte. H. 90. 1905.

37. Grimme, H., Anomalien der Halswirbelsäule, nach den in dem Anatomischen Institute in Göttingen gesammelten Präparaten. Inaug.-Dissert. Göttingen. 1904.
38. Gruber, W., Über die Halsrippen des Menschen mit vergleichend-anatomischen Bemerkungen. Mém. de l'Acad. impér. des sc. de St. Pétersbg. Sér. 7. T. 23. 1869.
39. Helm, E., Einseitige rudimentäre Entwickelung der ersten Rippe nebst einer Anzahl anderer Anomalien am Thorax einer und derselben Person. Anat. Anz. 10. 1895.
40. Herstlet, L. E., A comparison of the anomalous parts of two subjects, the one with a cervical rib, the other with a rudimentary first rib. Journ. of anat. and phys. 30. 1896.
41. Holl, M., Über die richtige Deutung der Querfortsätze der Lendenwirbel und die Entwickelung der Wirbelsäule des Menschen. Sitzungsber. der Wiener Akad. d. Wiss. 85. 1882.
42. Ihering, H., Das peripherische Nervensystem der Wirbeltiere als Grundlage für die Kenntnis der Regionenbildung der Wirbelsäule. Leipzig. 1878.
43. — Über den Begriff der Segmente bei Wirbeltieren und Wirbellosen. Centralbl. f. med. Wiss. 1889.
44. Keibel, F., Über den Schwanz des menschlichen Embryo. Arch. f. Anat. u. Entwickelungsgesch. 1891.
45. Keith, A., The extent to which the posterior segments of the body have been transmutated and oppressed in the evolution of man and allied primates. Journ. of anat. and phys. 37. 1903.
46. Kollmann, J., Varianten am Os occipitale, besonders in der Umgebung des Foramen occipit. magnum. Verhandlg. d. Anatom. Gesellsch. a. d. 19. Versammlung in Genf. 1905. (Demonstrationen S. 231.)
47. Kükenthal, W., Die Wale der Arctis. Fauna Arctica. Bd. 1. 1900.
48. Lane, Arbuthnot W., Supernumerary cervico-dorsal vertebra bearing ribs, with vertebral and costal asymmetry etc. Journ. of anat. and phys. 19. 1885.
49. Lannois, Absence congénitale de plusieurs côtes. Soc. méd. des Hôpit. Lyon Médical. 1905. (Cit. nach dem Centralbl. f. norm. Anat. 2. S. 230.)
50. Leboucq, H., 1. Zur Frage nach der Herkunft überzähliger Wirbel. 2. Die Querfortsätze der Halswirbel in ihrer Beziehung zu Halsrippen. Verhandl. d. Anat. Gesellsch. a. d. 8. Vers. Anat. Anz. 9. 1894.
51. — Recherches sur les variations anatomiques de la première côte chez l'homme. Mémoires couronnés publies par l'Ac. r. des sc. de Belg. T. 15. 1896. (Auch: Arch. de biol. T. 15. 1898.)
52. Low, A., Description of a specimen in which there is a rudimentary first rib along with thirteen pairs of ribs and twenty-five pre-sacral vertebrae. Journ. of anat. and phys. 34. 1900.
53. Luschka, H., Die Halsrippen und die Ossa suprasternalia des Menschen. Denkschr. d. Kaiserl. Akad. d. Wissensch. in Wien, math.-naturw. Kl. 6. 1859.

54. Markowski, J., Über den asymmetrischen Bau des Brustbeins. Poln. Arch. f. biol. u. med. Wiss., 2. 1905.
55. Merkel, F., Handbuch der topograph. Anatomie. 2. Bd. Braunschweig. 1899.
56. Moser, E., Über das Wachstum der menschlichen Wirbelsäule. Diss. Strassburg. 1889.
57. Neubürger, O., Über Halsrippen und ein bei diesen noch nicht beobachtetes Verhalten der Art. subclavia. Inaug.-Diss. Würzburg. 1887.
58 Papillaut, Variations numériques des vertèbres lointaines chez l'homme etc. Bull. de la Soc. d'Anthrop. de Paris. 9.
59. Paterson, A. M., Anomalies in the skeleton of a Negro. Journ. of anat. and phys. 27. 1893.
60. — The human sacrum. Transact. of the R. Dublin Society. 5. 1893 and Proceed. of the R. Soc. 51. 1892.
61. Paterson. The Sternum. Journ. of anat. and phys., 35, 1900.
62. Pfitzner, W., Social-anthropologische Studien. IV. Die Proportionen des erwachsenen Menschen. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol. 5. 1903. (Siehe auch I. u. II. Teil. Ebendas. Bd. 1. 1899 und Bd. 3. 1901.)
63. Pilling, Über die Halsrippen des Menschen. Dissert. Rostock. 1894.
64. Rabl, C., Über die Grundbedingung des Fortschrittes in der organischen Natur. Vortr., geh. i. d. feierl. Sitzg. .d. Kais. Akad. d. Wissensch. in Wien am 30. Mai 1900. Wien. 1900.
65. Ravenel, M., Die Massverhältnisse der Wirbelsäule und des Rückenmarkes beim Menschen. Zeitschr. f. Anat. u. Entwickelungsgesch. 1877.
66. Reche, O., Form und Funktion der Halswirbelsäule der Wale. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch. 40. 1905.
67. Reid, Deficiency of the left half of a dorsal vertebra. Journ. of anat. and phys. 16. 1887.
68. Rex, H., Zwei Fälle eigentümlicher Umbildung des normalen Wirbeltypus. Zeitschr. f. Heilkunde. 6. 1885.
69. Rokitansky, C., Beiträge zur Kenntnis der Rückgratsverkrümmungen und der mit denselben zusammentreffenden Abweichungen des Brustkorbes und des Beckens. Medic. Jahrb. d. österr. Staates. 28. 1839.
70. Rosenberg, E., Über die Entwickelung der Wirbelsäule und das Centrale carpi des Menschen. Morph. Jahrb. 1. 1876.
71. — Untersuchungen über die Wirbelsäule der Säugetiere. Sitzungsber. d. Naturf.-Gesellsch. Dorpat. 1886.
72. — Über eine primitive Form der Wirbelsäule des Menschen. Anat. Anz. 13. (Ergänzungsheft.) 1897.
73. — Über eine primitive Form der Wirbelsäule des Menschen. Morphol. Jahrb. 27. 1899.
74. — Über die Wirbelsäule von Myrmecophaga jubata L. Festschrift f. Gegenbaur. 2. 1896.
75. Ruge, G., Untersuchungen über Entwickelungsvorgänge am Brustbein und an der Sterno-clavicularverbindung des Menschen. Morph. Jahrb. 6. 1880.

76. Ruge, G., Der Verkürzungsprozess am Rumpfe bei Halbaffen. Morphol. Jahrb. 18. 1892.
77. — Verschiebungen in den Endgebieten der Nerven des Plexus lumbalis der Primaten. Morph. Jahrb. 20. 1893.
78. Solger, B., Zur Anatomie der Faultiere (Bradypodes). Morph. Jahrb. 1. 1875.
79. Staderini, R., Ricerche statistiche sulla frequenza delle varieta numeriche delle vertebre nell' uomo e considerazioni sulla loro genesi. Monit. zool. ital. 5. 1894.
80. Stieda, L., Über Halsrippen. Virchows Arch. 36. 1866.
81. Struthers, J., On variations of the vertebrae and ribs in man. Journ. of anat. and phys. 9. 1875.
82. Szawlowski, J., Über einige seltene Variationen an der Wirbelsäule beim Menschen. Anat. Anz. 20. 1901.
83. Taguchi, K., Beiträge zur topographischen Anatomie des Kehlkopfes. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt. 1889.
84. Tenchini, Mancanza della 12a vertebra dorsale e delle ultime due coste. Ateneo Medico Parmen. 1. 1887.
85. — Varietà numeriche delle vertebre e delle coste. Ebendas. 1887. 1888. 1889.
86. — Di uno nuova maniera di compenso nelle anomalie numeriche vertebrali dell' uomo. Arch. per l'Anthropol. 24. 1894. (Cit. nach Bardeen.)
87. Toldt, C., Die Knochen in gerichtsärztlicher Beziehung. Maschkas Handb. d. gerichtl. Medizin. 3. 1882.
88. Topinard, P., Des anomalies de nombre de la colonne vertébrale chez l'homme. Rev. d'Anthropol. 6. 1877.
89. Tschugunow, S., Eine Hypothese der Evolution der menschlichen Wirbelsäule. Mitt. d. Universität Tomsk. 9. 1896. (Russisch. Cit. nach Adolphi.)
90. Turner, W., On supernumerary cervical ribs. Journ. of anat. and phys. 4. 1870.
91. — Cervical ribs and the so-called bicipital ribs in Man etc. Ebendas. 17. 1883.
92. Varaglia, S., Di alcune varietá ossee del tronco. Giorn. della R. Acc. di Med. di Torino. 1885. (Cit. nach Rosenberg.)
93. Welcker, H., Zur Lehre vom Bau und Entwickelung der Wirbelsäule. Zool. Anz. 1. 1878.
94. — Die neue anatomische Anstalt zu Halle, durch einen Vortrag über Wirbelsäule und Becken eingeweiht. Zeitschr. f. Anat. u. Entwickelungsgesch. 1882.
95. Wiedersheim, R., Über die Entwickelung des Schulter- und Beckengürtels. Anat. Anz. 1889.
96. Zuckerkandl, E., Beitrag zur descriptiven und topographischen Anatomie des unteren Halsdreieckes. Zeitschr. f. Anat. u. Entwickelungsgesch. 2. 1877.

Tafelerklärung.

Tafel 51—60.

Fig. 1. Rumpfskelet eines 48jähr. Mannes mit Halsrippen, von welchen die rechte bis zum Sternum reicht. — Museal-Präparat Nr. 2232.

Fig. 2. Obere Hälfte des Rumpfskeletes eines 15jähr. Knaben. Zwischen 2. und 3. Halswirbel ist ein Halbwirbel eingeschoben; der 7. Wirbel trägt beiderseits Rippen; anomale Ausbildung des Brustbeines. — Museal-Präparat Nr. 2592.

Fig. 3. Rumpfskelet eines 60jähr. Weibes. Halsrippen. — Museal-Präparat Nr. 2228.

Fig. 4. Oberer Abschnitt des Rumpfskeletes eines 66jähr. Weibes. Halsrippen. — Museal-Präparat 4672.

Fig. 5. Oberer Abschnitt des Rumpfskeletes eines 72jähr. Weibes. Rechterseits freie, über 5 cm lange Halsrippe. Die im Texte näher geschilderte Beziehung zwischen einer Halsrippe und dem Ausbildungsgrade der Tuberc. ant. der Querfortsätze des 6. und 5. Halswirbels tritt an dieser Figur besonders deutlich hervor. — Museal-Präparat Nr. 2928.

Fig. 6. Rumpfskelet eines 24jähr. Weibes. Links am 7. Wirbel eine Halsrippe, rechts ein abnorm langer und verdickter Querfortsatz. Sechs sternale Rippen. — Museal-Präparat Nr. 2450.

Fig. 7. Rumpfskelet von einem 30jähr. Weibe. Wirbel 7 mit beiderseits verlängertem und verdicktem Querfortsatze. Sternale Rudimente von Halsrippen. — Museal-Präparat Nr. 4682.

Fig. 8. Vierter Halswirbel des in Fig. 13 dargestellten Rumpfskeletes von vorne oben her betrachtet. Die vordere Hälfte seines Querfortsatzes erscheint als freies Gebilde (Rippenrudiment). — Museal-Präparat Nr. 4673.

Fig. 9. Derselbe Wirbel mit abgehobenem Rippenrudiment; die Articulationsflächen zwischen Wirbel und Rippenrudiment sichtbar.

Fig. 10. Derselbe Wirbel von oben her gesehen. Das Rippenrudiment vom Wirbel abgehoben, um die zugehörigen Articulationsflächen zu zeigen.

Fig. 11. Oberer Abschnitt des in Fig. 13 dargestellten Rumpfskeletes in der Ansicht von hinten, um die vielfachen Anomalien der Halswirbel zu demonstrieren.

Fig. 12. Fünfter und sechster Halswirbel einer im übrigen normal gestalteten Halswirbelsäule; articulatorische Verbindung zwischen den vorderen Spangen der Querfortsätze. — Museal-Präparat Nr. 2110.

Fig. 13. Rumpfskelet eines 29jähr. Mannes. Rudimentäre erste Rippen; Anomalie der 4. rechten Rippe; Asymmetrie des Brustbeins; Rippenrudiment am 4. Halswirbel (vgl. Fig. 8—11). — Museal-Präparat Nr. 4673.

Fig. 14. Oberer Abschnitt des Rumpfskeletes eines 20jähr. Mannes. Rudimentäre erste Rippen. — Museal-Präparat Nr. 1589.

Fig. 15. Rumpfskelet eines 34jähr. Weibes. Defekt des Mittelstückes der rechten ersten Rippe. Sechs Lendenwirbel. Knochenzacke am rechten Querfortsatze des 6. Halswirbels. — Museal-Präparat Nr. 4681.

Fig. 16. Oberer Abschnitt des Rumpfskeletes eines 27jähr. Mannes. Rudimentäre zweite linke Rippe; Asymmetrie des Brustbeins; verlängerte und verdickte Querfortsätze am 7. Halswirbel. — Museal-Präparat Nr. 2977.

Fig. 17. Asymmetrisch gestaltetes Brustbein mit anomalen Rippenknorpeln. Die Grenze zwischen Manubrium und Corpus sterni verläuft schief von rechts oben nach links unten, zwischen den 3. Rippenknorpeln (am Bilde nicht deutlich sichtbar). — Museal-Präparat Nr. 2108.

Fig. 18. Oberer Abschnitt des Rumpfskeletes eines 55jähr. Mannes. Acht Halswirbel, zweiter und dritter miteinander verwachsen. — Museal-Präparat Nr. 1557.

Fig. 19. Dasselbe Objekt, von der rechten Seite gesehen.

DIE
VEREINFACHUNG DER GEHIRNFASERUNGSMETHODE
UND IHRE
VERWENDBARKEIT FÜR DEN UNTERRICHT.

—

VON

P. KROEMER,
GIESSEN.

Nachfolgende Arbeit wurde vor 10 Jahren unter der Leitung des verstorbenen Anatomen G. Born-Breslau ausgeführt, gelangte aber nicht zur Veröffentlichung. — Wenn ich sie nun in den Druck gebe, so geschieht dies teils auf Anregung von anatomisch-fachmännischer Seite, teils in der Absicht, das Andenken meines hochverehrten Lehrers G. Born zu ehren. Ein Teil seiner hervorragenden Lehr-Begabung wird auch — so hoffe ich — aus der Beschreibung unserer Versuche hervorgehen.

Als am Ende des 18. Jahrhunderts die Aufmerksamkeit der Anatomen sich ganz besonders der Erforschung des Centralnervensystems zuwandte, musste es ihnen vor allem darauf ankommen, dem weichen, ganz unzugänglichen Gehirn eine feste Konsistenz zu verleihen. Die Härtung des Objektes ergab sich als erste Notwendigkeit für die Untersuchung seiner Struktur. Die Härtung verlieh aber dem Gehirn zugleich ein bald mehr bald weniger grosses Faserungsvermögen, welches den Forschern sehr willkommen war. Konnten sie doch infolge dieses Faserungsverfahrens auch hier durch feinste Zergliederung dem inneren Organbau nahekommen. Die Faserungsmethode ergab sich naturgemäss als erste für die Untersuchung des Centralnervensystems. Mit welchem Eifer sie sich darauf warfen, bewiesen uns die Arbeiten eines Reil, Burdach, Arnold, Foville u. a. m., die zum Teil in bilderreicher, poetischer

Sprache ihre Erfahrungen niedergeschrieben haben. — Viele heute noch allgemeine Bezeichnungen: — wie Stabkranz, Streifenhügel, Bogen- und Hakenbündel, Zwillingsbinde (Fornix), Balken und Zange rühren von ihnen her. — Natürlich suchten die Forscher die Methode zu vervollkommnen. Worin bestanden nun die Vorbereitungen, welchen man das Gehirn unterwerfen musste? — Die Fasern sollten fest, dabei aber leicht trennbar voneinander werden und doch von den grauen Massen unterscheidbar bleiben. — Malpighis primitive Härtungsart: „Das Kochen des Gehirns in Öl" wurde schnell verlassen zu Gunsten der Härtung in Alkohol, welche schliesslich von allen als Vorzugsverfahren geübt wurde. Die Fasern blieben im Alkohol fest, aber der Farbenunterschied zwischen grauer und weisser Substanz ging verloren. Die Zusätze, welche man dem Alkohol beifügte, verfolgten mehrere Zwecke. — Vicq d' Azyr und Ruysch setzten dem Alkohol Salzsäure oder Salpetersäure bei, um die Fasern leichter trennbar zu machen, Reil wählte Alkalien (kohlensaures Kali — Kalilauge oder Ammoniumhydroxyd) als Zusatz, um der grauen Substanz eine schwarzbraune, von der weissen Substanz differente Färbung zu geben. — Er vermied Säuren ganz, weil sie nicht nur die Bindesubstanz angriffen, sondern auch die Fasern leicht brüchig machten. Burdach brauchte dieselben Mittel, nur setzte er mitunter noch Alaun zu, „welches die Fasern zäh und das Gehirn zu membranöser Entfaltung geeignet mache." Niemeyer härtete die Gehirne in Sublimatlösung und brachte sie dann in wässerige Salpetersäurelösungen von dünner Concentration. — Spätere Forscher zogen eine Vorhärtung in chromsauren und doppeltchromsauren Salzen mit definitiver Alkoholbehandlung vor. J. Stilling legte Hirnstücke, die er vorher in Müllerscher Flüssigkeit fixiert hatte, nach dem Auswaschen der Müllerschen Lösung in absoluten Alkohol, bis sie eine hinreichende Consistenz erreicht hatten. Hierauf wurden sie für

mehrere Wochen in künstlichen Holzessig (20%) unter Zusatz von etwas Creosot gebracht und in rohem Holzessig nachgehärtet. — Die Zeit der Härtung wird nicht genau angegeben; teilweise erklären die citierten Autoren, dass man durch Erfahrung und Übung die notwendige Zeit lernen müsse. Als Mindestzeit wird eine Frist von 1 bis 2 Monaten angegeben. Reil härtete Gehirne jahrelang vor. Als Instrumente bei der Faserung benutzte Reil den Stiel eines Skalpells, ein griffelförmiges Instrument — ein schmales, vorn abgerundetes Plättchen von Elfenbein und ein elfenbeinernes Messer mit gerader Schneide und krummem, halbscharfen Rücken.

Nach irgend einer dieser Vorbehandlungen nun lassen sich die Gehirne fasern! — Man kann die einzelnen Faserzüge verfolgen und darstellen, aber nur bis zu einer gewissen Grenze. — Die Fasermethode hat ihre engen Grenzen. — Was sie für die Forschung leisten konnte, hat sie bereits erfüllt. — Die hochgeschraubten Erwartungen Reils, welcher die Fasermethode als die allein richtige für die Gehirnuntersuchung ansah, haben sich nicht verwirklichen können; — denn einmal ist es noch nie gelungen, das Bindeglied: „die Glia“ so vollkommen zu zerstören“, ohne die nervösen Fasern selbst anzugreifen, dass die Fasermasse klar entwirrbar würde, andererseits wird ein Verfolgen der Fasern nur so weit möglich sein, als sich diese nicht mit anders verlaufenden Bahnen kreuzen. — Man gelangt beim Fasern an den Kreuzungspunkten zu leicht aus einem Fasersystem ins andere und kommt durch die entstehenden Trugbilder zu falschen Vorstellungen. — Liess sich doch selbst Meynert dadurch täuschen! Daher hat man diese Untersuchungsmethode schon lange zu Gunsten anderer fallen gelassen. — Die Beobachtung successiver Schnittreihen (Stilling), die vergleichend anatomische Untersuchung, das Studium der Entwickelungsgeschichte, die physiologischen und pathologischen Methoden (die Funktionsanomalien und Degenerationserschei-

nungen bei lokalisierten Gehirndefekten) haben sich als viel sicherere Wegweiser erwiesen, wie die primitive Faserung.

Für den Forscher hat somit die Fasermethode wohl jegliche Bedeutung verloren, nicht aber für den Lehrer und ganz besonders nicht für den Studierenden. — Hat die Methode für die Gehirnerforschung, als diese noch in ihren Kinderschuhen steckte, ihr Gutes gehabt, warum nicht für den, der zum erstenmal an das Studium der Gehirnstruktur herangeht? Wenn er die Bezeichnungen der alten Anatomen lernen muss, warum soll er nicht eben dasselbe finden, wie jene und aus den Gehirnfaserbildern, die er selbst herstellt, die Begründung der von jenen gewählten Bezeichnungen verstehen?

Im Unterricht hat die Faserungsmethode ihren bleibenden Wert! Sie ermöglicht dem Studierenden, an dem natürlichen Objekt selbst die hauptsächlichen Strukturverhältnisse aufzusuchen und räumlich-körperliche Vorstellungen zu gewinnen, welche aus dem Studium der schönsten Schnittserie namentlich für den Ungeübten nicht hervorgehen. — Durch eigenes Fasern erlangt man rasch einen sicheren Überblick über den ganzen Gehirnbau: „Den Untergrund für feinere Studien", gewissermassen das Gerüst für den späteren Ausbau.

Meynert erkannte dieses klar. Am Anfange seiner Psychiatrie erläutert er als Vorbedingung für das Verständnis an der Hand von zum Teil vorzüglich gelungenen Faserpräparaten im Zusammenhange die grobe Gehirnstruktur.

Soll aber die Fasermethode allgemeine Verwendung für den Unterricht finden, so muss die Vorbehandlung der Gehirnobjekte eine bedeutende Vereinfachung erfahren! In der alten, komplizierten Form ist sie zu langwierig und in der beabsichtigten Wirkung zu mangelhaft und unsicher. — Abgesehen von den bei allen Forschern angegebenen Schrumpfungen der Objekte im Alkohol geht der Unterschied zwischen weisser und grauer Substanz verloren und — trotz aller Sorgfalt — machte

man leider oft die Erfahrung, dass durchaus nicht alle Gehirne fasern.

Den richtigen Ausweg fand Born (5). Schon früher hatte er als Härtungsmittel für Gehirne Formalinlösungen vorgeschlagen, da Formaldehyd der grauen wie der weissen Gehirnsubstanz die natürliche Farbe belässt und keine entstellende Schrumpfung herbeiführt. Die Härtung der Fasern muss aber verbunden sein mit leichter Trennbarkeit. Also handelte es sich darum, die bindende Glia bei Integrität der nervösen Fasern zu vernichten, wofür Säuren und Alkalien sich als unbrauchbar erwiesen hatten. Born hatte nun beobachtet, dass frisch in Formalin eingelegte Gehirne bei der schnellen Verwendung auf dem Präpariersal kein Faservermögen zeigten, dass dagegen Gehirne, die ziemlich lange nach dem Tode der Leiche entnommen wurden, schon nach ganz kurzdauernder Härtung starke Faserzüge, wie z. B. das Bogenbündel leicht herausfasern liessen. Er kam so auf den Gedanken, dass für das Faservermögen der Grad der Gliaerweichung nach dem Tode von Bedeutung wäre. — Die Untersuchung nun, inwiefern dieser Gedanke der Wirklichkeit entsprach, wurde in Borns Auftrag von mir ausgeführt. Das Material dazu stellte mir der Direktor des Anatomischen Instituts zu Breslau, Herr Geh. Medizinalrat C. Hasse bereitwilligst zur Verfügung. Zum Zwecke der Untersuchung legten wir eine Serie von Gehirnen, die zu verschiedener Zeit nach dem Tode der Leiche entnommen waren, in Formalinlösung und zwar jedes Gehirn in 4 Liter 4%iger Formalinlösung auf Watte in einem Glasgefäss mit breit aufgeschliffenem Deckel unter Vaselineverschluss und Belastung. Es war uns unmöglich, ganz frische Gehirne unmittelbar nach dem Tode zu Parallelversuchen heranzuziehen; doch vertrauten wir darin Herrn Dr. Heinrich Sachs, welcher uns versicherte, dass frische Gehirnsubstanz nach Alkoholhärtung überhaupt nicht fasert. Sonst aber untersuchten wir Gehirne steigenden Alters, zwei, drei, vier u. s. w. Tage nach

dem Tode, so lange es die zeitlich begrenzte Gehirnkonsistenz gestattete.

Von den seiner Zeit angelegten Protokollen stehen mir nur noch 4 zur Verfügung, Sie mögen in Kürze hier folgen:

Gehirn I. Leiche eines alten Weibes — mit Carbol-Glycerin injiziert, liegt mindestens 8 Tage auf dem Seciersaal — beinahe 14 Tage nach dem Tode. Herausnahme des Gehirns am 24. I. 1896. Im Subduralraum sehr reichlich dunkles Blut. Auch die Pacc. Granulationen stark blutig; das Blut lässt sich aber leicht mit Wasser abspülen, was vor dem Einlegen geschieht. Venen stark gefüllt. Die Herausnahme des Gehirns gelingt ohne Verletzung des Organs. Die Consistenz ist noch immer ziemlich gut. — Das Gehirn wird in 4 Liter frischbereitete (4%ige) Formalinlösung auf Watte gelegt in einem Glase mit gut und breit aufgeschliffenem Deckel. Vaselineverschluss! — Belastung mit 2 Kilogrammen.

26. I. 1896. Die Pia wird teilweise abgezogen unter einigem Substanzverlust, wobei das Gehirn noch stark nachblutet. Das Kleinhirn ist noch nicht hart genug. Hier lässt sich die Pia namentlich auf der Oberseite noch nicht abziehen. Das Präparat wird nach Abspülung mit Wasser wieder in das Formalingefäss unter Gewichtsverschluss gebracht.

29. I. 1896. Erneuter Versuch der Piaablösung gelingt nun leicht. Das Gehirn hat nun eine gute Consistenz angenommen. Zwischen die Hemisphären — in die Fossa Sylvii, sowie zwischen Gross- und Kleinhirn werden kleine Wattestreifen eingeschoben, welche die Formalinlösung auch in die Tiefe leiten sollen. Die Lösung ist noch klar und wird nicht erneuert.

6. Februar 1896. Erster Faserungsversuch. Das Gehirn wird mit Wasser abgespült, da der Geruch nach Formalin sehr empfindlich bemerkbar wird. Es werden zunächst die Windungen in der Umgebung der Fossa Sylvii in Angriff genommen. Bei zunächst zaghafter Zupfpräparation spalten kleine Rindenfelder

ab. Der Scalpellstiel hebt in jedem grösseren Spalt nach. Die kurzen Assoziationsbahnen von Windung zu Windung lassen sich leicht darstellen. Allmählich kommt in der Tiefe der Fossa Sylvii die Reilsche Insel zu Gesicht, deren feine Oberflächenwindungen rasch abgetragen sind. Das Claustrum erscheint und wird mit dem Scalpellstiel abgehoben, worauf leuchtend weiss die dünne äussere Kapsel sichtbar wird. In der letzteren lässt sich fast jede Faser isolieren. Doch reissen die Fasern am oberen Ende der Kapselschicht gerade dort ab, wo sie in das Markcentrum einstrahlen. Um letzteres freizulegen, wird die Vertiefung vom Rande her erweitert auf Kosten der Temporal- und Frontalwindungen. Dabei wird bei der Entfernung eines grösseren Keiles der II. Frontalwindung in der Tiefe ein längs verlaufender Faserzug bemerkbar, welcher die Insula Reilii in weitem Bogen umkreist und im Temporallappen endet. Der Vergleich mit den Meynertschen Bildern ergibt die Richtigkeit der vermuteten Diagnose, dass es sich um den Fasciculus arcuatus handele. — An der Basis der Inselgegend markiert sich ein auffällig stark gewundener Faserzug, der leicht herauspräpariert wird: „Der Fasciculus uncinatus!“

Ich habe ziemlich alle Präparate in dieser Weise angefangen.

7. Februar 1896. Präparation des Fasciculus longitudinalis inferior von der Unterseite des Temporallappens aus. Kleinhirn und Stamm sind zu diesem Zwecke am vorderen Rande der Varolsbrücke abgetragen worden. Das innere Grundbündel und der Fasciculus verticalis Wernicke werden rein herausgeschält, schliesslich noch von innen und unten das Cingulum. Bei der Präparation an der Unterfläche des Gehirns dicht vor dem III. Ventrikel wird ein drehrunder, weissglänzender Faserzug sichtbar, die vordere Kommissur, die sich ausserordentlich leicht verfolgen lässt. Der abgetragene Grosshirnstiel mit dem anhängenden Kleinhirn wurde zum Studium der Kleinhirnstiele

verwendet, deren Präparation mir aber nur mit Hilfe der Atlanten möglich war.

Gehirn II wird 2 Tage nach dem Tode bei guter Consistenz der Leiche eines 30jährigen Mannes unternommen und in 4%ige Formalinlösung mit Gewichtsverschluss eingelegt — am 28. Januar 1896.

Nach 7 Tagen: Entfernung der Pia — Faserungsvermögen nur ganz gering und nur in den oberflächlichen Lagen vorhanden.

Nach 14 Tagen: Versuch die Assoziationsbahnen wie bei Gehirn I zu fasern. Gelingt nur unvollkommen. Es wird trotzdem die Reilsche Insel freigelegt und durch Anbruch im Sulcus longitudinalis magnus der Zugang der Härtungsflüssigkeit zum Markkern des Gehirns eröffnet.

Nach 3 Wochen werden die Commissurenbahnen gefasert. — Die Balkenfaserung lässt sich herauspräparieren bis in das Gewirr des Stabkranzes. Am Tapetum versagt die Technik. Die Commissura anterior wird rein herausgeschält — ebenso beide Zangen.

Gehirn III. Leiche eines alten Mannes, etwa 4 Tage nach dem Tode. Zugleich mit Gehirn II in 2%iges Formalin gelegt — Consistenz ziemlich mangelhaft, wird nach einer Woche von der Pia befreit und nunmehr in 4%ige Lösung gebracht.

Am Ende der 3. Woche gelingt hier bereits tiefe Faserung. Präparation der breiten Balkenkommissurenbahnen bis an die Corona ciliaris. Darstellung der letzteren von der Innenseite — nach einer weiteren Woche auch von der Aussenseite her.

Gehirn IV entstammt einer 42jährigen Frau, wird 6 Tage nach dem Tode der Leiche entnommen und bei mässiger Consistenz vorsichtig in 4%iges Formalin gebracht. — Ablösung der Pia am 3. Tage. Nachblutung mit Wasser entfernt.

Am 9. Tag bereits Faserungsvermögen wie bei Gehirn I.

Die übrigen Versuche gestalteten sich denkbar einfach, insofern wir kein Stück vor dem 4. Tage in die Härtungsflüssigkeit legten und erst in der 2. Woche die Faserung begannen. Länger als bis nach Ablauf der 2. oder 3. Woche zu warten, schien mir unpraktisch oder unnötig. Der Anbruch an verschiedenen Stellen am Übergang der 1. und 2. Woche beschleunigt entschieden das Verfahren.

Bei der Präparation von Faserkreuzungen ist eine Kontrolle durch gute Atlanten unerlässlich, da man ohne Vorbild mit einiger Phantasie alle möglichen Trugbilder fasern könnte. Sehr instruktiv schien mir immer ausser den langen Assoziationsbündeln die vordere Commissur, die in elegantem Bogen vor dem 3. Ventrikel sich herumwindet, um seitlich in den Temporallappen sich aufzulösen. Durch die inzwischen sehr vervollkommneten Gehirnmodelle sind wohl die besten Vorlagen für Faserungsversuche gegeben. Die Gehirne werden stets wieder in der alten Formalinlösung aufbewahrt!

Bei unseren Versuchen ergab sich denn die Richtigkeit der Bornschen Annahme. Je weiter der Verwesungs- bezw. Erweichungsprozess der Glia vorgeschritten ist, desto besser fasern die Objekte. Nicht dass die frühzeitig eingelegten Gehirne überhaupt nicht fasern. Auch sie erreichen das Faserungsvermögen, aber nach viel längerer Härtungszeit. Es scheint, als ob das Formalin die Glia-Erweichung nicht vollständig aufhebe, sondern nur verzögere. Je langsamer der Härtungsvorgang die Erweichung überwiegt, desto rascher fasern die Gehirne. Wir bemerkten dies an Gehirnen, welche in Formalinlösungen von steigender Concentration (von 2% bis 4%) behandelt worden waren. Mag dies zutreffen oder nicht, jedenfalls steht folgendes sicher fest:

Im Gegensatz zu der Unsicherheit der alten komplizierten Gehirn-Härtungsverfahren gelingt die Gehirnfaserung nach Formalin- (4%) behandlung anscheinend immer — selbst noch an

Objekten, welche anscheinend bereits der Verwesung anheimgefallen sind. Ja gerade diese zeigen eine so leichte Trennbarkeit der Fasern voneinander, sowie der weissen von der grauen Substanz, wie kein frisches Gehirn. Alle von mir in Formalinlösung eingelegten Gehirne liessen sich fasern. Dazu kommt die kurze Zeit, welche für die Formalinvorbehandlung notwendig ist. — Versuchsweise eingelegte Schnittstücke faserten bereits nach einer Woche, ganze Gehirne nach zwei, höchstens nach drei Wochen sicher. Natürlich würde ein Faserversuch im inneren Markkern gute Härtung von einzelnen Hirnstücken erfordern! Doch gelang auch dort an unseren ganzen Gehirnen mit einiger Vorsicht die Faserung. Indem ich mich meist an die Meynertschen Abbildungen anlehnte, stellte ich zunächst an einem Hirn die langen Assoziationsbahnen dar und zwar:

Von aussen: Den Fasciculus arcuatus und uncinatus, sowie den Fasciculus verticalis Wernicke.

Von innen und unten: Das Cingulum.

Von unten: Den Fasciculus longitudinalis inferior und das nnere Grundbündel.

Sodann an einem zweiten Gehirn die Commissurenbahnen: Die Balkenfaserung, die beiden Zangen, zum Teil die Tapetumbildung — die Commissura baseos alba und die vordere Commissur. —

An einem dritten Gehirn endlich die Projektionsbahnen, den Stabkranz.

An gut gehärteten Gehirnen liessen sich Assoziations-, Projektions- und Commissuren-Bahnen an einem und demselben Objekt herausfasern.

Auch die Meynertschen Stammpräparate gelangen in der Darstellung, ebenso die Präparation der Kleinhirnstiele und ihrer Ausbreitung. Um nicht in den seiner Zeit von Meynert begangenen Fehler zu verfallen, welcher bekanntlich die Haube in

die innere Kapsel einstrahlen liess, faserte ich diese von oben, wobei auch die Bindearmkreuzung deutlich hervortrat.

Schliesslich war es auch bei einiger Vorsicht möglich, die Stammganglien: Putamen, Linsenkern und Nucleus caudatus genau so, wie ihn das Stegersche Gehirnmodell zeigt, herauszuarbeiten, was nach Angabe von Sachs an Alkoholpräparaten unmöglich sein soll.

Die Präparation ist leicht. So weit ich mich erinnere, ist mir nicht ein einziges Präparat misslungen. Zur Orientierung für Nachuntersuchungen möchte ich empfehlen, stets mit der Darstellung der Insula Reilii in der Tiefe der Fossa Sylvii zu beginnen. Nach Entfernung der kurzen Assoziationsfasermassen welche von Gyrus zu Gyrus ziehen, kommt man bald an das Claustrum und die äussere Kapsel, welche ausserordentlich zart fasert und die richtige Vorstellung und die erste Sicherheit für das weitere Präparieren gewährt. Eine feine Pinzette und ein Skalpell mit schmalem Stiel genügen neben den die Hauptpräparation ausführenden Fingern als notwendiges Instrumentarium.

Fassen wir noch einmal kurz zusammen: „Die Härtung der Gehirne in 4%ige Formalinlösung lässt die natürlichen Farbenunterschiede der Gehirnsubstanzen unverändert, ermöglicht die Faserung in denkbar kürzester Zeit und an allen Objekten, mögen sie frisch oder spät eingelegt sein. — Das Faserungsvermögen nach Formalinhärtung ist — innerhalb seiner Grenzen — vollkommen.

Das sind neben der Einfachheit der Methode so unleugbare Vorteile vor den anderen Härtungsverfahren, dass man darüber wohl die unangenehme Wirkung des Formalins auf die Schleimhäute und die Fingerepidermis vergessen kann, zumal Maske, Brille und Handschuh für den Empfindlichen, der länger damit umgehen muss, hinreichenden Schutz gewähren.

Für den Unterricht in grösserem Kreise wird es wohl nötig sein, dass der unterweisende Anatom an der Hand eines Objektes das Faserungsverfahren praktisch demonstriert. In Kursen mit geringerer Teilnehmerzahl wird auch jeder Teilnehmer mit Leichtigkeit sein eigenes Faserpräparat herstellen können. Die Präparate halten sich in der 4%igen Formalinlösung bei gutem Verschluss unbegrenzt. Das von uns versuchte Paraffinisieren der gelungenen Objekte stört die Feinheit der Faserbilder und ist demnach nicht zu empfehlen.

Litteratur-Verzeichnis.

Ausser den Lehrbüchern von Meynert, Edinger und Obersteiner wurden benutzt:

1. Reil, Archiv für die Physiologie von Reil und Autenrieth Bd. 8, 9 und 11
2. Arnold, Fr., Handbuch der Anatomie des Menschen 2 Bde. II. Abt. 1851
3. Burdach K. Fr., Vom Baue und Leben des Gehirns 2 Bde. Leipzig 1819—26.
4. Foville, Traité complet del' anatomie, de la physiologie et de la pathologie du Système nerveux cérébro-spinal I. me. partie. Anatomie, (Atlas).
5. Born, G., Demonstration einer Anzahl in Formol gehärteter, menschlicher Gehirne. Med. Sektion der Schles. Ges. f. vaterl. Kultur. Sitzung vom 2. März 1894.

Aus dem anatomischen Institut zu Göttingen.

BEITRÄGE

ZUR

ENTWICKELUNG DER ZUNGE.

II. TEIL.

VÖGEL. 3. MELOPSITTACUS UNDULATUS.

VON

E. KALLIUS,
GÖTTINGEN

Mit 23 Textfiguren und 9 Abbildungen auf den Tafeln 61/62.

III. Entwickelung der Zunge vom Wellenpapagei.
(Melopsittacus undulatus.[1])

Beschreibung der bei der Untersuchung benutzten Stadien vom Wellenpapagei.

Stadium I.

Die Masse sind nach den bei der Beschreibung der Ente gegebenen Normen genommen.

a = 2,0 mm. b = 3,8 mm. c = 5 mm.

Stadium II.

a = 2,0 mm. b = 4 mm. c = 4,5 mm.

Stadium III.

a = 2,75 mm. b = 5 mm. c = 5 mm.

Stadium IV.

a = 3,25 mm. b = 6 mm. c = 5,5 mm.

Stadium V.

a = 4 mm. b = 6 mm. c = 6 mm.

Stadium VI.

Nur ganz unbedeutend älter; genaue Masse sind wegen einiger Verletzungen des Gehirnes nicht zu geben.

Stadium VII.

a = 4,5 mm. b = 7 mm. c = 7 mm.

---

[1]) Das Material verdanke ich Herrn Prof. F. Tourneux in Toulouse durch die liebenswürdige Vermittelung von Herrn Prof. Keibel. Beiden Herren danke ich bestens für ihre grosse Freundlichkeit.

Stadium VIII.

Ist nur ganz unbedeutend älter als Stadium VII.

Stadium IX.

a = 5,75 mm. b = 8,5 mm. c = 8 mm.

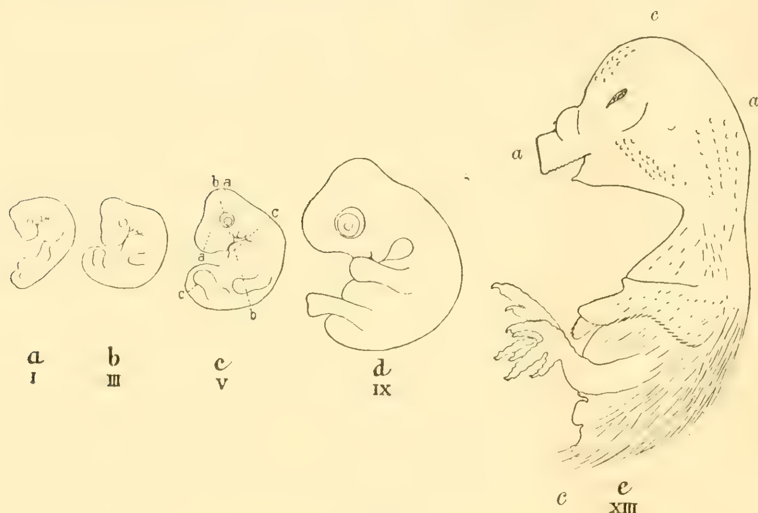
Stadium X.

a = 5,75 mm. b = 10 mm. c = 9,75 mm.

Stadium XI.

Von diesem Stadium an entsprechen die Masse den in der Skizze e angegebenen Buchstaben.

a = 7,25 mm. c = 13 mm.



Textfigur 1.

Umrisszeichnung der konservierten Embryonen von Melopsittacus undulatus Stadium I (a) Stadium III (6) Stadium V (c) Stadium IX (d) Stadium XIII (e). Zweifache Vergrösserung.

Stadium XII.

a = 7 mm. c = 13,5 mm.

Stadium XIII.

a = 10 mm. c = 22 mm.

Stadium XIV.

a = 10,6 mm. c = 26 mm.

Fig. 1





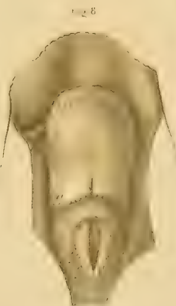








Fig. 8





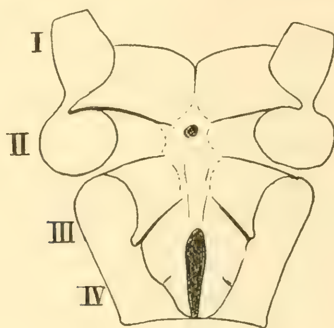
7



Stadium XV.
a = 12 mm. c = 28 mm.
Stadium XVI.
a = 12 mm. c = 28 mm.

I. Entwickelung der äusseren Form der Zunge.

Das frühste Stadium (I), das mir zur Verfügung stand, ist nicht so jung wie die ersten von der Ente und vom Sperling untersuchten Exemplare. Immerhin bildet es einen durchaus brauchbaren Ausgangspunkt, zumal da in den frühesten Stadien



Textfigur 2.
Konturzeichnung des rekonstruierten Mundbodens von Stadium I. Die mediane Thyreoideaanlage ist durch einen Punkt bezeichnet. I. II. III. IV. Schlundbogen.

keine erheblichen Differenzen sein werden, wie man nach den bisherigen Ergebnissen urteilen darf.

Die ersten Schlundbogen wenden schon eine ziemlich breite Fläche der Höhlung des Mundrachenbodens zu (cf. Textf. 2). Ihre medialen Enden sind durch eine tiefe Spalte getrennt, an deren oralem Ende die vorderen Begrenzungslinien der Bogen in einem nach vorn offenen stumpfen Winkel zusammen treffen. Die zweiten Schlundbogen sind schmal, kaum halb so breit, wie die ersten. Die erste Schlundtasche ist hier am Boden der Mundhöhle ziemlich flach, vertieft sich erst nach der Seiten-

wand des Schlundes, worauf wir aber unsere Aufmerksamkeit nicht lenken wollen. Die medialen Enden dieser Taschen werden ganz flach und laufen dann zu der Stelle der medianen Thyreoideaanlage zusammen, die also noch am oralen Rande der Vereinigungsstelle der zweiten Bogen liegt. Sie ist an der Rekonstruktion als eine flache, scharf umschriebene Grube zu erkennen. Zwischen ihr und dem hinteren Ende der ersten Schlundbogen liegt ein kleines ebenes Feld, das wohl mit Sicherheit schon dem späteren Tuberculum impar zuzurechnen ist.

Die zweiten Schlundtaschen sind auch in ihren medialen Teilen tief, lateral vollkommen durchgängig. Die dritten Schlundbogen sind breiter als die zweiten, wölben sich stark in die Mundhöhle hinein und sind median durch eine ganz flache, kaum bemerkbare Erhabenheit voneinander getrennt. Der Zwischenraum zwischen den beiden medialen Enden der Bogen ist ziemlich breit. Die dort befindliche flache Erhabenheit kann wohl schon als Anlage der Copula bezeichnet werden.

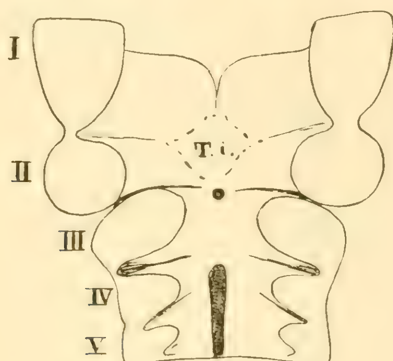
Die dritten Schlundtaschen sind sehr tief, erreichen fast in ganzer Ausdehnung das Ektoderm, so dass sie eine ziemlich ausgedehnte Verschlussmembran besitzen.

Die vierten Schlundbogen sind schmal und kurz, und fast ganz unter den dritten Bogen versteckt; medial sind sie durch eine am aboralen Ende der dritten Bogen beginnende flache Rinne voneinander getrennt. Ihre Schlundtaschen (4) erreichen ebenfalls das Ektoderm und sind sehr tief. Ein fünftes Schlundbogenpaar ist noch nicht zu erkennen, wenigstens sind noch keine fünften Schlundtaschen zu sehen, wenn auch die Arterien in den Wülsten zur Seite des Darmtractus, der sich jetzt sehr schnell verengt, als fünfte Aortenbogen zu erkennen sind.

Es ist nun nicht meine Absicht, so wie bisher bei den Vögeln alle Stadien genau zu beschreiben, vielmehr will ich nur eine Übersicht der Formentwickelung der Zunge des Wellen-

sittigs geben, weil sonst zu viel von dem, was ich in dem vorigen Teil der Arbeit gesagt habe, einfach wiederholt werden müsste.

Im folgenden Stadium II fällt die Verbreiterung der ersten Schlundbogen und die Abflachung der zweiten auf. Wieder ist, wie bei den anderen untersuchten Vögeln die mediane Thyreoideaanlage aboralwärts verschoben, so dass sie jetzt am vorderen Rande des Vereinigungsgebietes der medialen Enden der dritten Schlundbogen liegt. Damit hängt natürlich im



Textfigur 3.

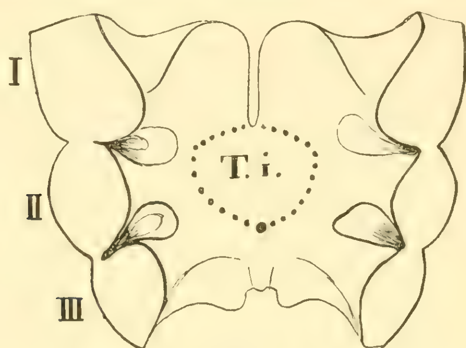
Konturzeichnung des rekonstruierten Mundbodens von Stadium II. Hinter dem Tuberculum impar (T. i.) liegt die mediane Thyreoideaanlage. I.—V. Schlundbogen.

mesobranchialen Gebiet am hinteren Rand der Furche, die die ersten Schlundbogen voneinander trennt, die Vergrösserung des ebenen Feldes zusammen, das wir vorher als Anlage des Tuberculum impar bezeichnet haben (T. i.). Unmittelbar hinter der Thyreoideaanlage beginnt eine mediane Leiste, die zum spaltförmig verengten Darmrohr hinab steigt, die wir früher als Copularleiste beschrieben haben. Jedoch ist ihre Prominenz in die Mundhöhle immer noch nicht sehr bedeutend.

Die fünften Schlundbogen sind jetzt durch eine fünfte Schlundtasche deutlich abgegrenzt.

Weiterhin (Stadium III) nimmt mit der Verbreiterung der ersten Schlundbogen die Ausbildung des Tuberculum impar ihren Anfang.

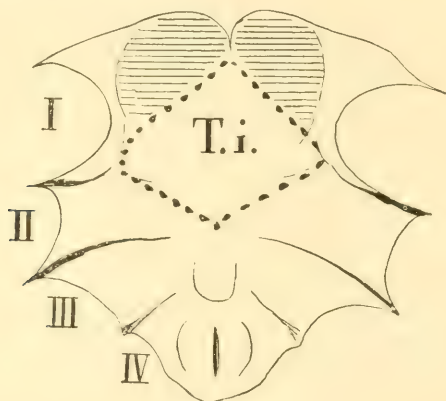
Allerdings ist es auch hier beim Wellensittig nicht als erhebliche Prominenz bemerkbar, zumal da ziemlich früh die Andeutung einer medianen Furche erscheint, die auch für andere Vögel charakteristisch ist. In der Textfigur 4 ist die ungefähre Ausdehnung des Tuberculum eingezeichnet. Auch jetzt ist die nicht unwesentliche Tatsache bemerkbar, dass der zweite Schlund-



Textfigur 4.
Konturzeichnung des rekonstruierten Mundbodens von Stadium III. T. i. Tuberculum impar.

bogen stark reduziert wird, während der dritte ziemlich lange mächtig entwickelt bleibt. All das sind Dinge, die mit der früher ausführlich erörterten Erscheinung bei den Vögeln fast vollkommen übereinstimmen, so dass hier kaum weiter darauf eingegangen zu werden braucht. Im Gebiet der ersten Schlundbogen wird die Abgrenzung der seitlichen Zungenwülste wohl bemerkbar, die in der Textfigur 4 zu erkennen sind. Die aboralen Schlundbogen fangen dann allmählich an, sich zurückzubilden. Zwischen ihnen befindet sich im mesobranchialen Gebiet, gleich hinter dem aboralen Ende des Tuberculum impar die Leiste, die bis zur Kehlkopfsgegend hin zu verfolgen ist, die sich genau so verhält, wie es früher angegeben wurde.

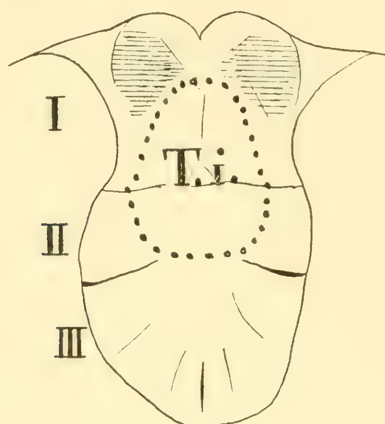
In der Tafelfigur 1 ist ein Präparat bei ca. 40facher Vergrösserung abgebildet, das von dem Mundboden eines fixierten Embryo angefertigt wurde (Stadium IV.) Die mächtige Entwickelung der ersten Schlundbogen fällt sofort auf, wie auch die seitlichen Zungenwülste, die lateral schon ziemlich gut abgegrenzt sind, und sich fast ohne Grenze an das Tuberculum impar angelegt haben, das in der Medianlinie eine deutliche Rinne zeigt. Die Ausdehnung des Tuberculum und der seitlichen Zungenwülste wird aus der Textfigur 5 deutlich, in der ihre Grenzen angegeben sind.



Textfigur 5.
Konturzeichnung vom Stadium IV (cf. Tafelfigur 1). Vor dem Tuberculum impar (T. i.) liegen die horizontal straffierten seitlichen Zungenwülste.

Der zweite Schlundbogen ist nicht ganz so stark reduziert, wie wir es bei der Ente gesehen haben, sondern ähnelt in seinem Verhalten vielmehr dem, was vom Sperling gesagt wurde, worauf ich hier wohl nur hinzuweisen brauche. Die beiden mächtigen dritten Bogen fassen zwischen sich die ziemlich kurze, hier deutlich vierseitig begrenzte Leiste, auf die vorher aufmerksam gemacht wurde. Gleich auf diese folgt nach hinten der Kehlkopfseingang, der, wie schon die Kürze der Leiste andeutet, beträchtlich oralwärts vorgerückt ist, so dass die medialen Enden der vierten Bogen stark reduziert erscheinen.

In dem Präparat der Tafelfigur 2 (Stadium VI) bemerkt man jetzt am oralen Ende des Gebietes der ersten Schlundbogen ganz ähnliche Bildungen, wie sie bei der Ente beschrieben sind. Man sieht vor dem oralen Ende des Tuberculum impar (Textfigur 6) hinter der medialen Rinne, die die ersten Bogen trennt, die sogenannte brückenartige Leiste, die die beiden neben der Rinne liegenden Gebiete der ersten Schlundbogen miteinander verbindet. Hinter ihr liegt eine im oral offenen Winkel verlaufende flache Furche. Die Spitze des Winkels liegt da,

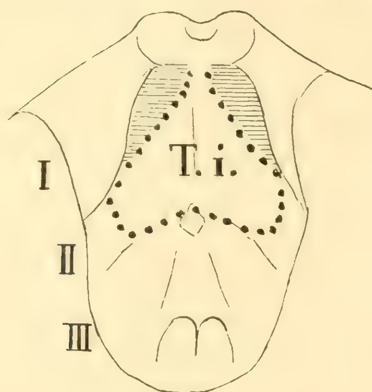


Textfigur 6.
Konturzeichnung von Stadium VI. cf. Tafelfigur 2. T. i. Tuberculum impar. Die seitlichen Zungenwülste sind horizontal schraffiert.

wo sich das orale Ende der medianen Furche des Tuberculum impar befindet. In diesen Bildungen sind unschwer die Teile wieder zu erkennen, die als Zungenspitzenleiste resp. Zungenspitzenfurche bei der Ente geschildert wurden. Sie gehören später nicht zur Zunge, sondern zu den unter der Zungenspitze liegenden Teilen des Unterkiefers, sind aber gewissermassen sekundär von den seitlichen Zungenwülsten abgegliedert. Die Ausdehnung dieser seitlichen Zungenwülste und des Tuberculum impar ist an der Textfigur 6 ohne weiteres zu erkennen.

Der Vergleich mit der dazu gehörigen Tafelfigur 2 wird die Verhältnisse klarer legen, als ausführliche Beschreibung.

Die zweiten Schlundbogen sind hier ziemlich mächtig entwickelt. An der Tafelfigur sind die Grenzen zwischen ihnen und dem Gebiet des Tuberculum impar durchaus nicht deutlich. Ja es hat sogar den Anschein, als wenn jetzt im Vergleich mit dem Stadium IV, Tafelfigur 1 die zweiten Bogen an Stärke zugenommen hätten. Wir werden sehen, dass diese Anschauung ganz gut mit dem Entwickelungsgange der in den Schlundbogen liegenden Knorpelbildungen in Einklang zu bringen ist,



Textfigur 7.
Konturzeichnung von Stadium VII. cf. Tafelfigur 3. Bezeichnungen wie vorher.

da diese Spangen beim Wellensittig eine Ausbildung erfahren, wie bei keinem der von mir untersuchten Vögeln.

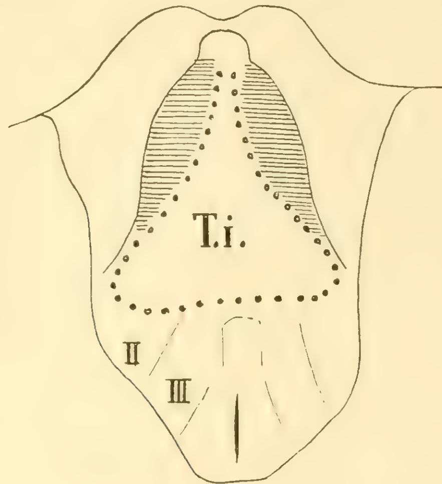
Die Tafelfigur 3 (Stadium VII) zeigt die Veränderungen, die im ersten Schlundbogen vor sich gegangen sind; man kann jetzt bereits von der vorderen Abgrenzung der Zunge sprechen, denn die oben geschilderten Bildungen liegen als bogenförmiger Wulst vor der Zungenanlage, von dem die leicht eingekerbte Zungenspitze wohl abgegrenzt ist. Zugleich haben sich die seitlichen Zungenwülste von dem ersten Bogen stärker abgegliedert und haben sich an das Tuberculum impar angelegt

(cf. Textfigur 7). In der Tafelfigur 3 könnte es so scheinen, als wenn der hinter der medianen Zungenrinne gelegene kleine Knoten dem Tuberculum impar entspräche, das ist aber keineswegs der Fall, wie die Textfigur 7 zeigt, in der die Ausdehnung des Tuberculum bei weitem grösser ist. Auch hier sind die Grenzen der einzelnen Komponenten der Zungenbildung durchaus nicht scharf abgegrenzt, sondern es ist eigentlich nur durch sorgfältige Vergleichung möglich, die tatsächlichen Verhältnisse zu erkennen. Die Abgrenzung des zweiten Bogens ist an der Tafelfigur auch sehr undeutlich, an der Textfigur aber angegeben. Die dritten Bogen, sowie die zwischen ihnen liegenden Bildungen machen keine Schwierigkeit und bedürfen keiner Schilderung.

In der Tafelfigur 4 (Stadium VIII) sind die einzelnen Gebiete, die die schon recht gut begrenzte Zunge zusammensetzen, sehr schwer voneinander zu trennen. Auch hier hängt das damit zusammen, dass vor allem die Begrenzung des Tuberculum impar, wie auch in den meisten früheren Stadien besondere Schwierigkeiten macht. Die Textfigur 8 zeigt die Abteilungen so, wie man sie meiner Meinung nach angeben muss. Dass die Grenzen absolut genau sind, ist natürlich nicht zu erwarten. Auch hier sind nur ungefähre Verhältnisse dargestellt, die sich aus sorgfältigster Vergleichung ergeben. Ich will hier anfügen, dass jemand, der die Entwickelung der Zunge vom Wellensittig allein verfolgt, kaum darauf kommen würde, die Rolle, die das Tuberculum impar dabei spielt, ganz richtig zu erkennen. Vielleicht könnten noch dichter aufeinander folgende Stadien, als sie mir zur Verfügung standen, die Tatsachen etwas klarer zeigen, aber ich denke, dass doch das Wesentliche aus den von mir untersuchten Stadien zu erkennen ist.

Betrachten wir zunächst die vordersten Teile des Unterkieferrandes, so lassen sich die beiden neben der medianen Furche stehenden Wülste durchaus mit derselben Bildung im

vorigen Stadium vergleichen. Von der Brücke, die vorher median die beiden Wülste verband, ist nur ein unpaarer Höcker übrig geblieben, der von der hinter ihm liegenden Zungenspitze noch nicht ganz scharf abgegrenzt ist. Der sonst sehr deutlich abgegrenzte vordere Teil der Zunge lässt fast gar keine Niveaudifferenzen erkennen, vor allem ist auch die mediane Rinne

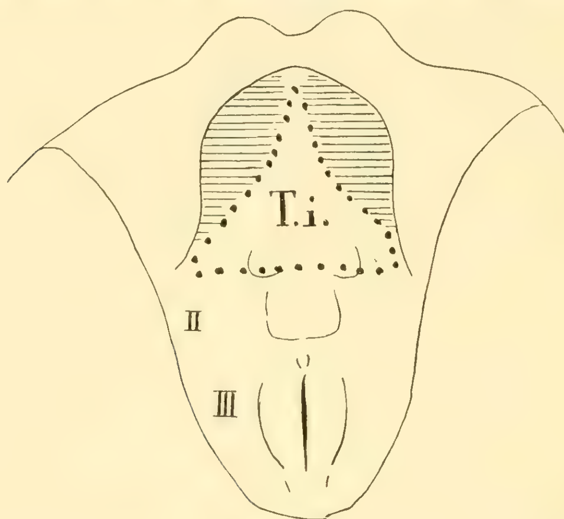


Textfigur 8.
Konturzeichnung von Stadium VIII. cf. Tafelfigur 4. Bezeichnungen wie vorher.

ganz verschwunden und an ihrer Stelle ist sogar eine nicht unerhebliche rundliche Prominenz entstanden, die gegen den hinteren Teil der Zungenanlage durch einen sehr flachen Abhang getrennt ist. Wahrscheinlich ist diese Prominenz durch die Annäherung der medialen Teile der seitlichen Zungenwülste hervorgerufen, die den vorderen Teil des Tuberculum impar zusammenzudrängen scheinen. Ähnliches fand sich bei der Entwickelung der Zunge des Sperlings. Das Tuberculum impar ist nach der Textfigur 8 zu erkennen. Das in ihm im vorigen Stadium sichtbare kleine mediane Knötchen ist verschwunden oder hat sich zu dem im hinteren Teil der Zunge liegenden

grösseren rundlichen Höcker umgewandelt. Zwischen dem hinteren Rande des Tuberculum impar und dem Anfang des Kehlkopfeinganges liegt das bekannte kleine vierseitige Feld, das in der Tafelfigur 4 recht gut zu erkennen ist. Die zweiten Schlundbogenreste sind gegen das Tuberculum impar schlecht abgegrenzt, die dritten Schlundbogen zeigen nichts Besonderes.

Im Stadium IX, dessen Abbildung in der Tafelfigur 5 gegeben ist, tritt die Form der Zunge schon so charakteristisch



Textfigur 9.
Konturzeichnung von Stadium IX. cf. Tafelfigur 5. Bezeichnungen wie vorher.

hervor, dass sie durchaus als dem Wellensittig zugehörig sofort zu erkennen ist. An der Umrandung des Unterkiefers ist nichts besonders Auffallendes zu bemerken. Nur ist die Furche, die die beiden stark vorspringenden Höcker voneinander trennt, tiefer geworden. Der vorher noch mit der Zungenspitze zusammenhängende mediane Vorsprung ist verschwunden, an seiner Stelle bemerkt man sogar eine leichte Vertiefung. Damit ist die schon etwas über die Unterlage überragende Zunge auch dort scharf abgegrenzt. An der Zungenspitze fällt eine

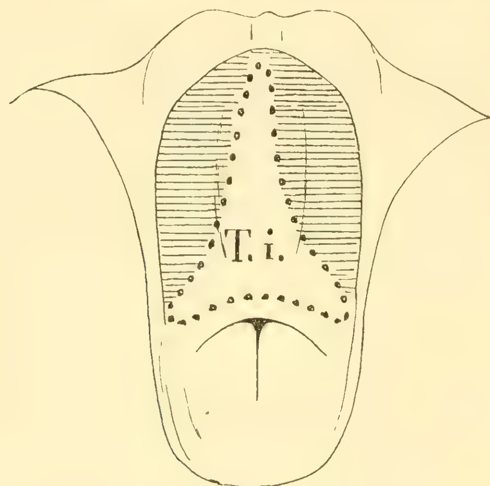
starke Verbreiterung auf, die ich auf Rechnung der stark wachsenden seitlichen Zungenwülste setzen möchte. Ihre Abgrenzung von dem Gebiet des Tuberculum impar erhellt aus der Textfigur 9. Die im vorigen Stadium auf der Zunge hintereinander liegenden Höcker sind verschmolzen und eine ziemlich mächtige Wulstung bildet den Rücken der Zungenanlage. Die seitlichen hinteren Enden des Tuberculum impar sind gegen die stark reduzierten zweiten Schlundbogen fast vollständig abgegrenzt.

Jetzt beginnt auch die hintere Grenze des Tuberculum und der ganzen Zunge deutlich zu werden. Unmittelbar vor dem von früheren Stadien her bekannten vierseitigen Feld, median vor dem Aditus laryngis, der auch selbst etwas prominenter geworden ist, sieht man auf der Tafelfigur zwei kleine durch eine ganz flache Rinne voneinander getrennte Wülste, die allseitig ziemlich gut begrenzt sind. Ihr aborales Ende bildet die hintere Grenzfurche der Zunge. Ebenso wie diese in den lateralen Gebieten noch nicht scharf erkennbar ist, lässt sich auch die seitliche Grenzfurche der Zunge nicht ganz bis zu dieser Furche hin verfolgen, sie verliert sich lateral ausbiegend in dem Mundboden.

Im folgenden Stadium X, das in der Tafelfigur 6 abgebildet ist, zeigt jetzt die ganze Zunge mit Ausnahme der etwas abgerundeten Spitze eine ziemlich gleiche Breite. Die seitliche, wie die hintere Begrenzung der Zunge ist, wenn auch nicht überall gleich tief, so doch hinreichend deutlich.

Vom Unterkieferrande ist zu bemerken, dass zwischen den beiden prominenten Höckern, die etwas weiter auseinander gerückt sind, eine leichte mediane Wulstung entstanden ist, die aber mit der Zungenspitze keinen direkten Zusammenhang hat. Die ganze Zungenanlage ist deutlich länger geworden, die beide im vorigen Stadium am hinteren Rande der Zunge entstandenen Höcker haben sich nach dem lateralen hinteren

Rande der Zunge ausgedehnt, und die seichte, mediane Furche, die sie trennte, ist verschwunden. Dadurch fangen an dieser Stelle der Zunge die lateralen Teile an, fast schon zipfelförmig hervorzuragen. Das viereckige mediane Feld vor dem Kehlkopfeingang ist verschwunden, und ich nehme an, dass es durch die Ausdehnung dieser hinteren Bildung des Zungenkörpers verdrängt worden ist. Die Zunge selbst besteht, wie die Textfigur 10 lehrt, nur aus den seitlichen Zungenwülsten



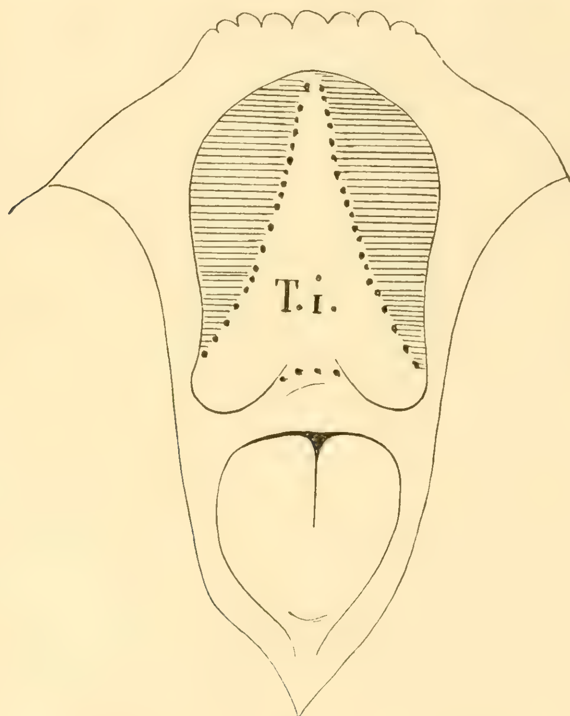
Textfigur 10.
Konturzeichnung von Stadium X. cf. Tafelfigur 6. Bezeichnungen wie vorher.

und dem Tuberculum impar, das jetzt bis zum hinteren Seitenrande der Zunge reicht.

Über den Kehlkopfeingang ist zu sagen, dass am vordersten Teil seines spaltförmigen Schlitzes eine quergestellte nach hinten etwas überhängende Falte gebildet worden ist, die wohl aus dem eben noch erwähnten vierseitigen Feld der vorigen Stadien entstanden ist.

Ganz leicht lassen sich die Formationen des Stadiums XII, das in der Tafelfigur 7 dargestellt ist, auf die eben beschriebenen Bildungen zurückführen.

Am Kieferrande ist jetzt eine Gruppe von ziemlich gleich grossen rundlichen Buckeln entstanden, die ungefähr das Gebiet einnehmen, das bisher von dem mehrfach geschilderten paarigen Vorsprung besetzt war. Ich zähle sieben annähernd gleichgrosse mit je einem lateral daran sitzenden kleineren



Textfigur 11.
Konturzeichnung von Stadium XII. cf. Tafelfigur 7. Bezeichnungen wie vorher.

Höcker. Der mittelste von ihnen wird wohl aus dem medianen Wulst entstanden sein, der im vorhergehenden Stadium beschrieben wurde.

Die überall gut abgegrenzte Zunge von charakteristischer Form ist vorn etwas breiter geworden im Vergleich zu ihrem hinteren Teil und zeigt noch eine abgerundete Spitze. Gegen die

etwas flacheren Ränder vorn und lateral ragt der Rücken der Zunge als ein rundlicher Höcker hervor. Die hintere Begrenzung der Zunge lässt die Umwandlung der dort im Stadium IX entstandenen Höcker erkennen, indem diese weiter nach dem Rande zu gewandert sind, wo sie als rundliche Zipfel stark prominieren, mit ihren Längsachsen nach hinten divergieren, und in der Medianlinie durch eine abgeflachte Stelle voneinander getrennt sind. Diese Stelle liegt am hinteren Abhange des rundlichen Wulstes des Zungenrückens. Die Textfigur 11 demonstriert die Beteiligung der Zungenbildner an den beschriebenen Teilen.

Der stark prominierende Kehlkopfseingang zeigt einen engen längsgestalteten Spalt, dessen vorderste Gegend von der vorher beschriebenen Falte überragt wird, und in der median eine rundliche Erhabenheit besonders vorspringt. Der Raum zwischen dem medianen Hinterrande der Zunge, der durch die Abflachung der Gegend zwischen den hinteren Zungenzipfeln gebildet wird, und dem Anfange des Kehlkopfeinganges ist im ganzen in oral aboraler Messung breiter geworden Damit ist die Bildung eines Zungengrundes eingeleitet, denn so kann man die Gegend zwischen dem Kehlkopf und dem hinteren Rande des Zungenkörpers auch hier nennen.

Wichtige Umwandlungen zeigt das Stadium XIV, das auspräpariert in der Tafelfigur 8 abgebildet ist. Zunächst erscheint die ganze Zunge im Verhältnis zu dem Unterkiefer klein im Vergleich zu dem eben geschilderten Stadium und auch zu dem des erwachsenen Tieres. Damit aber zeigen sich dieselben eigentümlichen Verhältnisse, die uns von den Untersuchungen des Wachstums der Enten- und Sperlingszunge her bekannt sind. Auch hier ist jetzt das Missverhältnis im Wachstum der Zunge und des Unterkiefers zu bemerken, indem offenbar der Kiefer besonders schnell gewachsen ist, während die Zunge von jetzt an erst allmählich nachkommt, um im ausge-

bildeten Zustande den vorderen Rand des Kiefers wieder zu erreichen.

Der vordere Unterkieferrand zeigt feine Zähnelungen, die sich nicht mehr in einem beschränkten medianen Gebiet allein vorfinden, sondern den ganzen Rand des Kiefers besetzen.

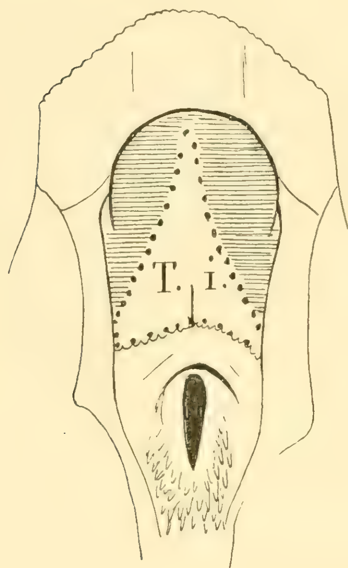
Die Zunge, schon sehr ähnlich der des erwachsenen Tieres, zeigt vorn eine gleichmässige Rundung, die bisher noch etwas vorspringende rundliche Spitze ist damit verschwunden. Auch jetzt noch ist der vordere Teil etwas breiter als der hintere. Im ganzen vorderen Teil sind jetzt längs verlaufende Leisten deutlich geworden, die nach einer seichten Stelle auf dem Rücken der Zunge konvergieren. Diese Stelle ist anstatt der bisher dort sichtbaren Wulstung aufgetreten. Am Seitenrand der Zunge zeigt sich jetzt eine kleine Einkerbung, hinter der der Rand etwas lateralwärts vorspringt, der Anfang einer Bildung, die uns bei der Zunge des erwachsenen Tieres als ungemein charakteristische voluminöse Bildung noch näher beschäftigen wird.

Der von dort nach hinten gelegene Teil der Zunge zeigt am hintersten Ende zwei spitze Zipfel, die natürlich aus den rundlichen Zipfeln der vorhergehenden Stadien entstanden sind. Ihre hinteren Ränder sind mit kurzer rundlicher Ausfranzung besetzt, die sich im lateralen Teile auch auf die Oberfläche der Zunge erstrecken.

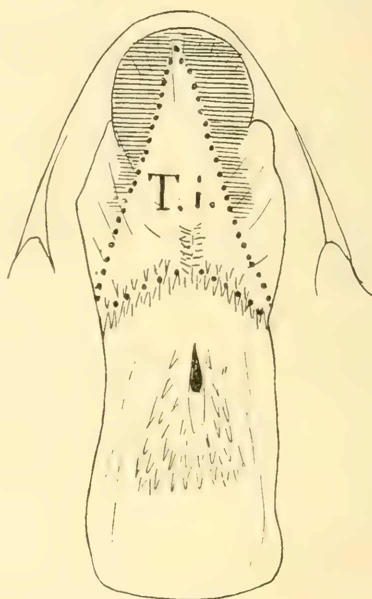
Die hinteren Ränder der Zipfel, die auch zugleich den hinteren Rand der Zunge bilden, konvergieren ein wenig oralwärts und sind median durch eine deutliche median verlaufende Spalte getrennt, deren Ausdehnung aus der Tafelfigur 8 leicht zu ersehen ist. Sie hat sich aus der früher dort liegenden flachen Einziehung gebildet, indem die hinteren Ränder der Zunge nach hinten weiter gewachsen sind.

Die Verteilung des Tuberculum impar und der lateralen Zungenwülste ist aus der Textfigur 12 ersichtlich.

Der Raum zwischen Hinterrand der Zunge und dem Kehlkopfseingang ist wieder verbreitert. Der längliche, weiter als bisher geöffnete Aditus laryngis ist zungenwärts von der jetzt



Textfigur 12.



Textfigur 13.

Textfigur 12.
Konturzeichnung von Stadium XIV. cf. Tafelfigur 8.

Textfigur 13.
Zunge des erwachsenen Wellenpapagei mit Eintragung der Zungenbildner cf. Tafelfigur 9. Bezeichnung wie vorher.

etwas flacher und schmaler gewordenen Falte überragt, die aus früheren Schilderungen bekannt ist.

Ich hatte bei früherer Gelegenheit die mittlere Erhebung, die namentlich in Stadium XII so deutlich sichtbar war, mit einer epiglottisähnlichen Bildung verglichen, mit der auch hier wieder

einige Ähnlichkeit besteht, ohne damit sagen zu wollen, dass wir morphologisch die Homologie mit der Epiglottis darin zu sehen haben. Die Gegend seitlich und hinter dem Aditus laryngis ist mit zahlreichen kegelförmigen Zotten besetzt, die durchaus schon denen des erwachsenen Tieres gleichen.

Eine Zunge des erwachsenen Tieres ist in der Tafelfigur 9 bei fünffacher Vergrösserung abgebildet. Gegenüber dem zuletzt geschilderten Stadium sind mannigfache Veränderungen vor sich gegangen, die sich aber ganz leicht verstehen lassen. Die Zunge ragt ganz dicht an den Rand des zugeschärften Unterkiefers heran, dessen Rillen an der konkaven Seite aus der eben beschriebenen Zähnelung hervorgegangen sind. Der vorderste gleichmässig gerundete Rand der Zunge ist schmaler geworden im Vergleich zu dem hinteren Teil, von dem er durch eine deutliche Incisur getrennt ist. An der Grenze des zweiten Drittels der Zunge gegen ihr drittes ist sie am breitesten, um dann nach hinten wieder ein wenig schmaler zu werden. Auch in der Oberfläche unterscheidet sich der vordere Teil der Zunge von dem hinteren. Auf dem vorderen Teile treten die schon im letzten Embryonalstadium bemerkbaren Vertiefungen, die zum hinteren Teil des vorderen Zungenabschnittes konvergieren, deutlich hervor. Man kann 17—18 solcher recht regelmässig gestellten Falten beobachten. Auch der hintere Zungenteil hat ähnliche aber weniger regelmässig verlaufende Falten, die sich auch im Bau, wie wir sehen werden, von den vorderen unterscheiden. Sie laufen vom vorderen Seitenrande beginnend auf jeder Seite im Bogen, der nach vorn konkav ist, um den vorderen Abschnitt herum, und enden bei dem medianen Spalt, der die beiden hinteren Zungenzipfel voneinander trennt.

Der hinterste Zungenabschnitt trägt die beiden eben erwähnten Zipfel, die seitlich am stärksten hervorragen und sowohl an ihrem medianen Spalt, als auch am hinteren Rande

und auf ihrer Oberfläche von etwas verschieden langen kegelförmigen Zotten besetzt sind.

Am hinteren Seitenrand der Zunge bemerkt man eine Stelle, die weniger deutlich von dem Körper der Zunge abgegrenzt ist und gewissermassen einen Übergang von ihm zum Mundboden darstellt. Bei den Vor- und Rückwärtsbewegungen der Zunge kann dieser Abschnitt den unmittelbar davor liegenden Teil der Zunge etwas in sich aufnehmen, so dass er als rudimentäre Scheide der Zunge aufgefasst werden kann (cf. Textfigur 14 und 15).

Auf der Unterseite, die nur in dem vordersten Teil der abgerundeten Zungenspitze vorhanden ist, ist nichts Besonderes zu bemerken. Die Schleimhaut ist ganz glatt, auch ein Frenulum fehlt vollkommen. Bei stärkerem Emporheben der Zungenspitze treten nur zwei leichte, in die Zungensubstanz sich verlierende Wülste auf, die vom hinteren Rande der Unterschnabelmitte anfangen und von den wohl entwickelten Musculi genioglossi herrühren.

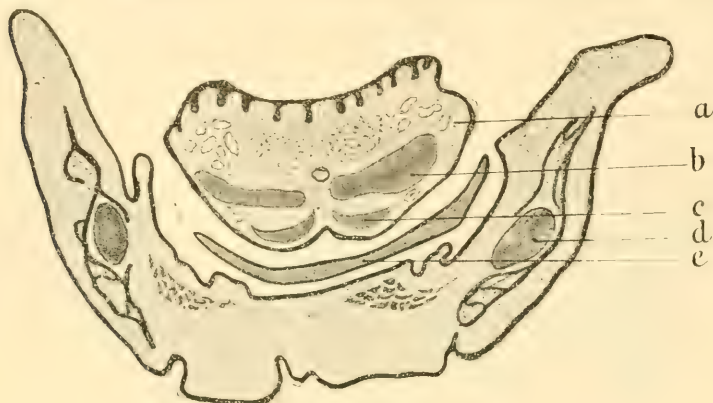
Innere Organisation der Zunge.

Im Gegensatz zu den bisher betrachteten Vogelzungen ist die Zunge des Wellenpapageis, wie der Papageien überhaupt ein muskulöses Organ. So weit der Raum im Innern der Zunge nicht von dem Skelet in Anspruch genommen wird, ist er von den Drüsen und den Muskeln erfüllt. Das hängt mit der Kürze des Organes im ganzen und mit der sehr beträchtlichen Ausbildung der Musculi genioglossi und hyoglossi zusammen. Trotz alledem ist eine Septumbildung hier geringer als zum Beispiel bei der Ente. Denn die Muskelfasern verflechten sich so stark, dass ein eigentliches Septum nicht zur Ausbildung gelangen kann, wenn auch oberhalb des Entoglossum an einigen Stellen eine Andeutung von einem Septum vorhanden ist.

Die Leisten, die auf dem vorderen Teile der Zunge des

älteren Embryo und des erwachsenen Tieres beschrieben sind, entstehen aus Papillenreihen, was besonders deutlich an Horizontalschnitten durch die Zunge erkannt werden kann.

Im Bindegewebe und in dem Epithel, das ziemlich starke Verhornung aufweist, finden sich auf der Oberseite der Zunge reichliche Pigmentzellen. Während die Zellen des Bindegewebes



Textfigur 14.

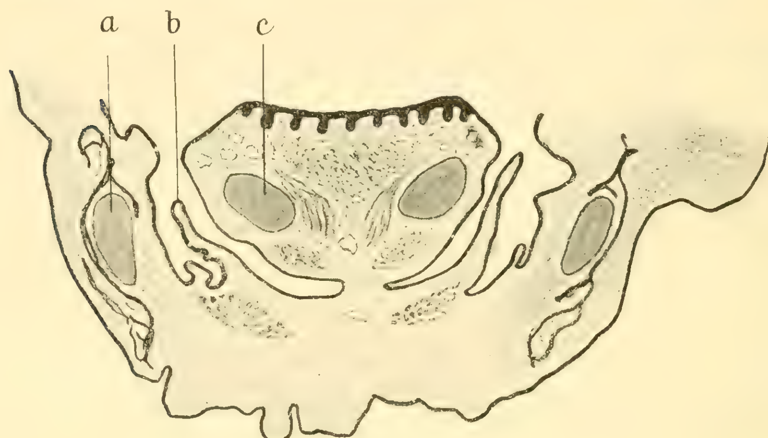
Querschnittsskizze durch das vordere freie Ende der Zunge des Wellenpapageies und durch den Unterschnabel zur Demonstration der scheidenförmigen Bildung unter der Zunge. Vergr. 40 f. Stadium XV. a Zunge; am Ende des Verweisungsstriches liegen erweiterte Venenräume. b Paraglossale. c Cartilago apicis linguae. d Meckelscher Knorpel, mit anliegenden Knochenbildungen. e Vorderes Ende der Scheide.

mehr schwarzes Pigment besitzen, ist es in den Epithelzellen mehr braun.

Während bei der Ente die Fettkörper in der eigentümlichsten Weise bei der Bildung der Substanz der Zunge eine wesentliche Rolle spielten, ist beim Wellenpapagei nur wenig davon zu merken. Die wohl begrenzten, mit besonderer Hülle von derber Konsistenz versehenen Körper kommen bei dem Wellenpapagei überhaupt nicht vor, allerdings finden sich auch Fettanhäufungen, aber doch nur in ganz geringer Ausdehnung ohne diese besonderen Abgrenzungen, und sie dienen nur dazu, einige Lücken zwischen den Muskelmassen auszufüllen.

Ebenso gering ist die Bedeutung des Schwellgewebes oder der dem Schwellgewebe ähnlichen Ansammlungen von erweiterten venösen Gefässen. Nur am lateralen Rande der vorderen Enden der Paraglossalia findet sich Derartiges in geringer Menge.

In Hinsicht auf die Septumbildung, auf die Entwickelung des Fettes und der Gefässausweitung lässt sich also die Zunge des Wellenpapageies, am ehesten der Sperlingszunge vergleichen.



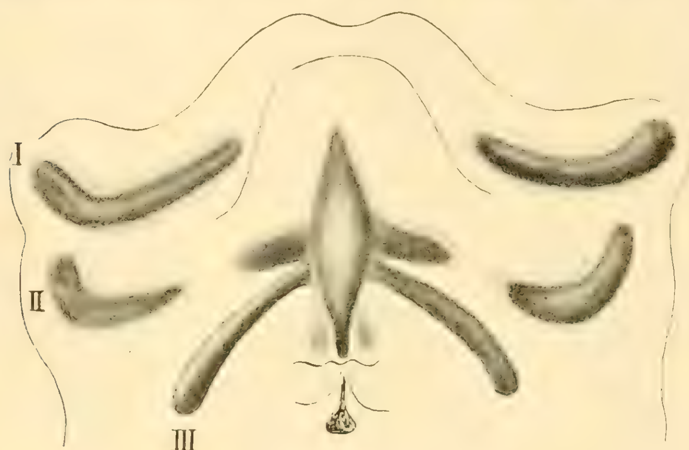
Textfigur 15.

Kombinierte Querschnittsskizze durch den festgewachsenen Teil der Zunge und der scheidenförmigen Bildung (b) unter der Zunge. Stadium XV. Vergr. ca. 40 fach. a Meckelscher Knorpel. c Paraglossale.

Die Wachstumsverhältnisse der Zunge des Wellensittigs bieten auch keine Besonderheiten. Die prinzipiell wichtigen Tatsachen, die über das Wachstum der Enten- und Sperlingszunge gefunden wurden, treffen auch für die des Wellensittigs vollkommen zu, worauf auch schon kurz bei der Beschreibung der Entwickelung der äusseren Form der Zunge hingewiesen wurde; dies wird auch schon allein bei der Betrachtung der Tafelfiguren klar.

II. Entwickelung des Skeletsystems.

Die gesamte Skeletanlage eines Embryo vom Stadium V besteht noch aus Vorknorpel; es ist noch keine Spur von Knorpelgrundsubstanz zu erkennen. Trotzdem ist die Abgrenzung der einzelnen Skeletteile schon so deutlich, dass davon eine zeichnerische Rekonstruktion gemacht werden konnte, die in der Text-



Textfigur 16.

Zeichnerische Rekonstruktion der Knorpelanlagen am Mundboden von Stadium V. Die Knorpelanlagen sind noch nicht scharf abgrenzbar. Die Konturen der Zungenanlage und der Kiefer sind angegeben. I. Meckelscher Knorpel. II. 2. Schlundbogen Knorpel. III. 3. Schlundbogen Knorpel. Copula ist nicht bezeichnet. Ca. 50fach vergr.

figur 16 wiedergegeben ist. Alle einzelnen Stücke liegen in den Schlundbögen, in denen sie entstanden sind.

Im ersten Schlundbogen ist der ziemlich mächtige Meckelsche Knorpel zu sehen, der lateral- und kranialwärts verdickt ist, während er medial etwas zugespitzt ist. Das laterale Ende ist etwas gebogen, sonst verläuft die Achse der Knorpelanlagen ziemlich gerade; diese beiden Achsen schneiden sich jederseits in einem aboral offenen stumpfen Winkel. Die medialen Enden der Knorpelanlagen berühren sich nicht an der Mittellinie, er-

reichen nicht einmal die schon einigermassen abgegrenzte Zungenanlage.

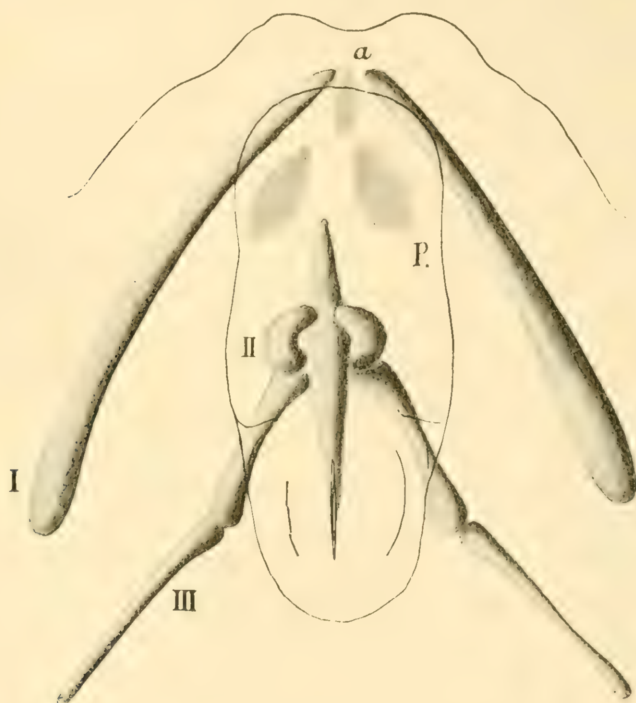
Von den Knorpelanlagen im zweiten Schlundbogen ist ein proximaler und ein distaler Abschnitt zu erkennen. Bei keinem der bisher untersuchten Vögel ist der proximale mediale Abschnitt so gut entwickelt, wie die Vergleichung mit den ähnlichen Stadien, die von der Ente und vom Sperling gegeben wurden, klarlegt. Der etwas nach oben umgebogene proximale Abschnitt ist am lateralsten Ende verdickt und verjüngt sich medianwärts, hat aber absolut keinen kontinuierlichen Zusammenhang mit dem distalen Abschnitte. Trotzdem ist an der morphologischen Zusammengehörigkeit der beiden Teile hier weniger wie je zu zweifeln.

Der ziemlich lange distale Abschnitt hängt mit der schon wohl erkennbaren Copula zusammen, die namentlich in ihrem mittleren Teile recht dick ist, während sie sich nach vorn schnell verjüngt, in die Zungenanlage zugespitzt hineinragt, und nach hinten sich ebenfalls als dünne Spitze an dem Kehlkopfseingang median und ventral entlang zieht.

Unmittelbar hinter dem Ansatz der medialen Enden der zweiten Schlundbogenknorpel findet sich der Ansatz der Knorpel der dritten Schlundbogen. Sie sind in ihren medialen Abschnitten schlank und verdicken sich etwas nach ihrem hinteren Ende zu. Ihre Lage wird aus der Textfigur ohne weiteres klar. Im Kehlkopfseingang befinden sich zwei kleine Andeutungen von Knorpelanlagen, die an der Textfigur auch angegeben, aber nicht bezeichnet sind. Sie gehören zu den Kehlkopfsknorpeln, und sollen weiterhin nicht beschrieben werden.

Im Stadium X ist in den meisten Skeletstücken schon Knorpelgrundsubstanz aufgetreten, sie sind deshalb von der Umgebung deutlich abzugrenzen und ihre Form ist klar darstellbar (vergl. Textfigur 17).

Die Meckelschen Knorpel sind deutlich in die Länge gewachsen, haben sich schon beträchtlich der Mittellinie genähert, und zeigen in dem spitzen Winkel, den sie miteinander bilden, sehr deutlich die Zuspitzung der ganzen Gegend, also ein Hervorwachsen der medianen Abschnitte. Zwischen den beiden



Textfigur 17.
Zeichnerische Rekonstruktion des Hyobranchialskeletes und der Meckelschen Knorpel vom Wellenpapagei Stadium X. Vergr. ca. 35 f. a Copula zwischen den Meckelschen Knorpeln (I.) P. Anlage der Paraglossalia. II. distales Ende des zweiten Schlundbogenknorpels.

medialen vorderen Enden der Meckelschen Knorpel ist jetzt ein unpaares, mit der Längsachse median gestelltes Knorpelstückchen aufgetreten, von dem allerdings eine Andeutung schon im vorigen Stadium zu sehen war. Zum allergrössten Teil ist das Stückchen vorknorpelig, aber es ist auch schon eine geringe

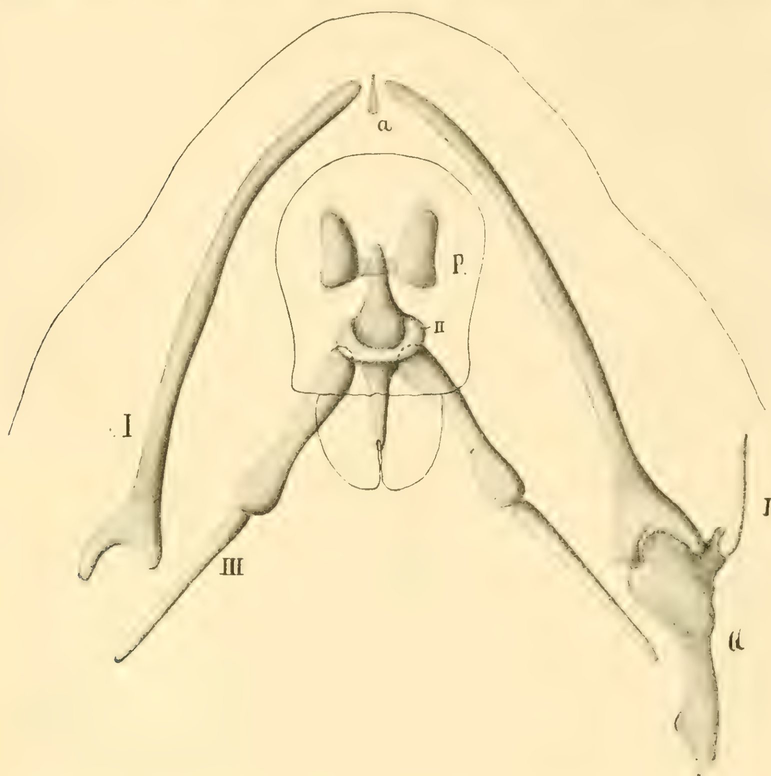
Menge von Knorpelgrundsubstanz in ihm enthalten. Das kranialwärts gelegene hintere Ende der Meckelschen Knorpel konnte nicht ganz vollständig untersucht werden, weil die Rekonstruktion an einem Embryo gemacht wurde, bei dem der Unterkiefer mit der Zungenanlage und dem Halse herauspräpariert war, so dass die hintersten Teile dieser Gegend etwas verletzt sein können.

Die Copula, die auch Knorpelgrundsubstanz enthält, ist schlanker geworden und ragt vorn zugespitzt in die Zungenanlage hinein. Besonders interessant ist der copulare Abschnitt des zweiten Schlundbogenknorpels, der aber noch keine oder wenigstens nur minimale Spuren von Knorpelgrundsubstanz enthält. Wie die Abbildung zeigt, inseriert er an der Copula unmittelbar vor dem Ansatz der dritten Knorpel und sein Ende ist hakenförmig nach dem Rücken der Zungenanlage hinaufgebogen, so dass die Konvexität der Haken lateralwärts schaut. In der Mittellinie sind die freien Enden der Knorpelanlagen durch ein kleines Stückchen knorpelfreien Gewebes voneinander getrennt. Von der schon wohl abgegrenzten Copula sind die kleinen Vorknorpelspangen schon wegen der geweblichen Differenzierungen gut abgehoben. Das kraniale Ende der zweiten Schlundbogenknorpel ist hier nicht weiter verfolgt worden, weil seine prinzipiellen Verhältnisse nicht von denen des Sperlings und der Ente verschieden sind, bei denen diese Bildungen ganz genau beschrieben sind.

Die dritten Schlundbogenknorpel sind sehr beträchtlich länger geworden, haben sich in die bekannten beiden Stücke geteilt und bilden einen wesentlich spitzeren Winkel als im vorigen Stadium.

Das hintere Ende der Copula, die durchweg einheitlich ist, hat in seinen Beziehungen zu den Nachbarteilen keine Veränderungen erfahren.

Vor der Zungenspitze der Copula sieht man die ersten paarigen vorknorpligen Anlagen der Paraglossalia, die aber ihrer Form nach nur recht undeutlich abgegrenzt werden können.



Textfigur 18.

Zeichnerische Rekonstruktion des Hyobranchialskeletes und der Meckelschen Knorpel vom Wellenpapagei Stadium XI. Vergr. ca. 35fach. Zur Reproduktion etwas verkleinert. J. Jugale. Q. Quadratum. Die anderen Bezeichnungen wie vorher.

Bei dem Stadium XI ist der Meckelsche Knorpel auf der rechten Seite der Textfigur 18 vollständig mit dem Quadratum, an dem das Iugale sitzt, abgebildet worden. Dort ist auch die Gelenkverbindung zwischen den beiden Knorpelteilen zu sehen. Alle Knorpelanlagen haben jetzt hyaline Grundsubstanz ent-

wickelt. Das unpaare Knorpelstückchen zwischen den vorderen Enden der Meckelschen Knorpel ist ganz schmal geworden, da diese Knorpel schon ziemlich nahe in der Mittellinie zusammen treten, nur sein hinterer und vorderer Abschnitt, die beide etwas über die Breite der Knorpel herausragen, ist etwas verdickt (cf. Textfigur (18, a).

Die Copula erscheint in der Abbildung ziemlich kurz, sie ist aber in Wirklichkeit länger, da ihr hinterer Abschnitt nicht unwesentlich verkürzt gezeichnet ist. Gegen das letzte Stadium ist sie in der Mitte stärker verdickt.

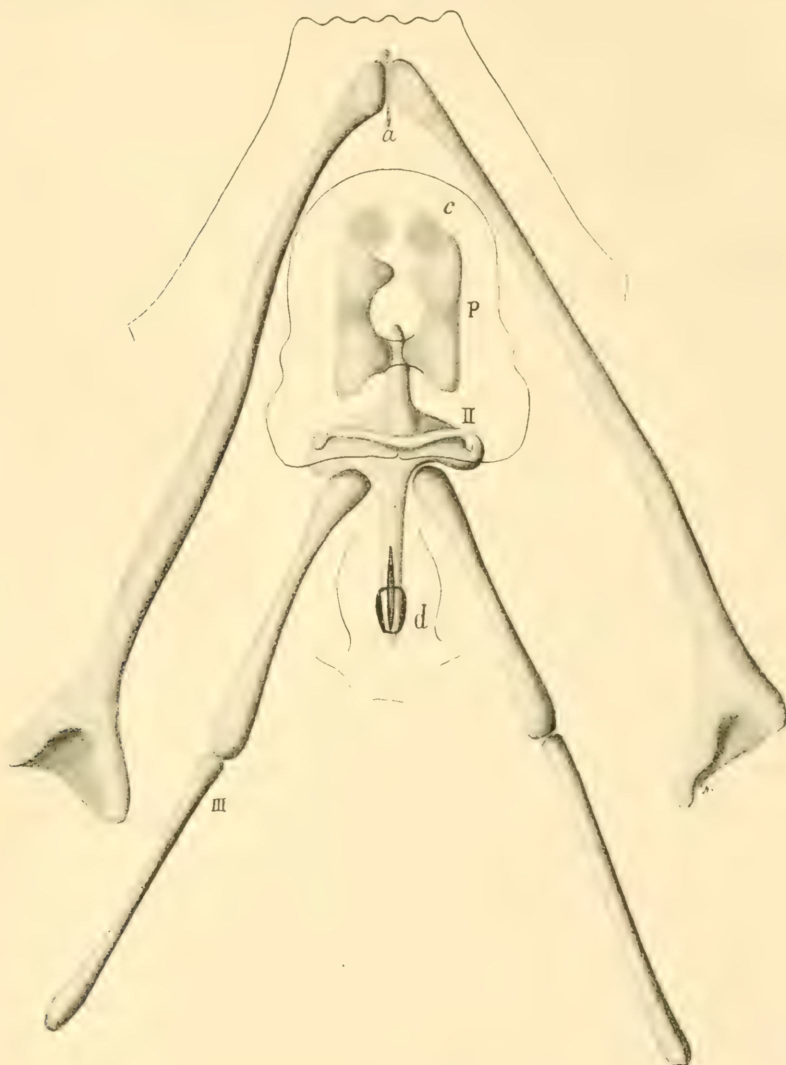
Die zweiten Schlundknorpelreste, die an der Copula ansitzen, haben sich dorsal von der Copula zu einem vollkommenen Ring geschlossen, eine leichte Andeutung der paarigen Entstehung ist in der Medianlinie noch zu sehen. Die dritten Schlundbogenknorpel haben hier keine irgendwie erwähnenswerte Änderung erfahren.

Die paarigen Paraglossalia sind sehr viel deutlicher geworden. Sie haben eine dreiseitige Form, die Spitzen sind stark abgerundet. Beide Anlagen divergieren oralwärts. Ihre medialen Spitzen sind durch einen deutlichen, auch in der Textfigur wiedergegebenen Strang von Bindegewebe mit dicht zusammenliegenden Zellen verbunden, der unter der Spitze der Copula liegt. Auch die Paraglossalia haben Knorpelgrundsubstanz.

Obgleich das nächste rekonstruierte Stadium XIII beträchtlich älter ist als das oben geschilderte, lassen sich doch alle Einzelheiten leicht aus den bekannten Teilen entwickeln.

Die Meckelschen Knorpel haben jetzt schon eine bedeutende Länge bekommen und haben sich in der Mittellinie, wo sie eine keulenartige Anschwellung besitzen, ganz dicht aneinander gelegt, nur durch einen feinen Spalt getrennt. Statt ihres bisherigen bogenförmigen Verlaufes ist eine fast ganz ge-

streckte Richtung an ihnen zu bemerken. Das mit a bezeichnete Knorpelstückchen ist immer noch deutlich.



Textfigur 19.

Zeichnerische Rekonstruktion des Unterkiefers etc vom Wellenpapagei Stadium XIII. d subkopularer Knorpel. c Cartilago apicis linguae. Die sonstigen Bezeichnungen wie vorher.

Der eigentliche Zungenbeinapparat ist leicht zu verstehen. Die linguale Spitze der Copula ist schlanker geworden, während das Mittelstück breiter geworden ist, wesentlich durch die Verschmelzung mit den medialen Teilen der zweiten Schlundbogenknorpelreste, die in der Substanz keine Abgrenzung gegen die Copula erkennen lassen.

Der Ring, der von den dorsal zusammengewachsenen freien Enden dieser zweiten Schlundbogenknorpel gebildet worden ist, ist hier ebenfalls schön zu erkennen. Er ist im ganzen schlanker und platter geworden, lässt aber in der Medianebene nicht mehr seine Herkunft aus zwei Enden sehen. Er besteht natürlich vollkommen aus hyalinem Knorpel. Aboral zieht sich die Copula verjüngt in bekannter Weise am Kehlkopf entlang und an dem Übergang des hinteren Stieles in den eben geschilderten breiten Teil inserieren gelenkig die dritten Schlundbogenknorpel, deren Konvergenzwinkel spitzer geworden ist. Ihre beiden Teilstücke sind auch fast ganz gleich lang.

Unter dem hintersten Teil der Copula liegt ein kleines noch undeutlich abgegrenztes vorknorpeliges Stückchen, an dem von allen Seiten Muskeln ansetzen. Es ist in der Textfigur mit schwarzer Farbe bezeichnet (d). Im vorigen Stadium ist es noch so wenig deutlich, dass man es kaum begrenzen kann. Dort sieht man nur zwischen den in der Mittellinie zusammentreffenden Muskeln ein ziemlich breites Gewebe, das aus rundlichen Zellen besteht und sich nach den Seiten etwas verbreitert. Ob damit die Andeutung einer paarigen Anlage gegeben ist, kann ich nicht entscheiden. Es mag als Cartilago subcopularis bezeichnet werden.

Die Paraglossalia liegen dorsal von dem entoglossalen Abschnitt der Copula und haben schon eine Gestalt erreicht, die der definitiven ziemlich ähnlich ist. Sie haben einen lateralen und medialen hinteren Fortsatz, wie bisher. Der laterale Zipfel ragt etwas weiter nach hinten als der mediale, der mit dem der

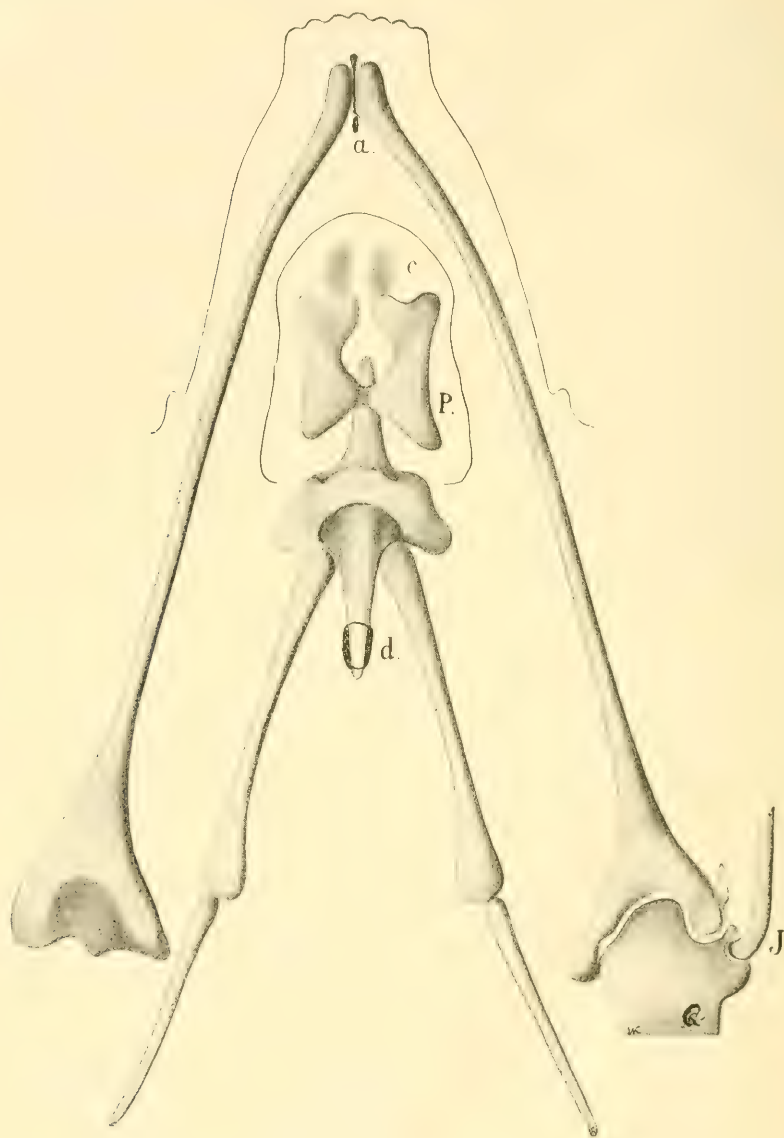
anderen Seite bindegewebig vereint ist. Der vordere Zipfel des vorletzten Stadiums hat sich dadurch wesentlich umgestaltet, dass er sich nun ebenfalls zweispitzig entwickelt hat. Da der mediale Fortsatz stark nach der Mittellinie zuwächst, entsteht zwischen den beiden Paraglossalia ein Loch, das hinten bindegewebig geschlossen, vorn offen ist. Die laterale vordere Spitze ragt gerade nach vorn.

Als neue Bildungen sind zwei kleine, vorknorpelige, platte rundliche Plättchen zu verzeichnen, die unter (also dem Mundboden zu) den vorderen Enden der Paraglossalia liegen. Sie sind in der Textfigur, aus der auch ihre Lage klar wird, mit c bezeichnet. Sie sind ziemlich unscharf begrenzt, so dass ihre Umrisse nur ungefähr angegeben werden können. Es scheint, dass jetzt schon eine Art Gelenkbildung zwischen ihnen und den Paraglossalia jederseits zu erkennen ist. Sie sollen als Cartilagines apicis linguae bezeichnet werden.

Die Textfigur 20 zeigt die zeichnerische Rekonstruktion der Knorpelbildungen von einem etwas älteren Embryo (Stadium XIV), die im grossen und ganzen sehr wenig Veränderungen gegen das Stadium aufweist.

Die in einem noch spitzeren Winkel gegeneinander geneigten Meckelschen Knorpel sind verhältnismässig schlanker und länger geworden. Ersteres ist sicher als ein Zeichen der beginnenden Reduktion anzusehen. Auf der rechten Seite der Zeichnung ist die Beziehung dieses Knorpels des Unterkieferbogens zum teilweise abgebildeten Quadratum zu sehen, an dem das Jugale angegeben ist.

Das unpaare Knorpelstückchen a ist noch immer vorhanden und liegt jetzt, da die Reduktion der Meckelschen Knorpel begonnen hat, zwischen den Belegknochen des Unterkiefers genau in der Medianlinie. Es ist in diesem Stadium von Knochensubstanz umgeben und teilweise sogar in der Auflösung begriffen, da es schon in einige kleinere Stückchen zersprengt ist.



Textfigur 20.

Zeichnerische Rekonstruktion des Unterkiefers etc. vom Wellenpapagei Stadium XIV. Bezeichnung wie vorher.

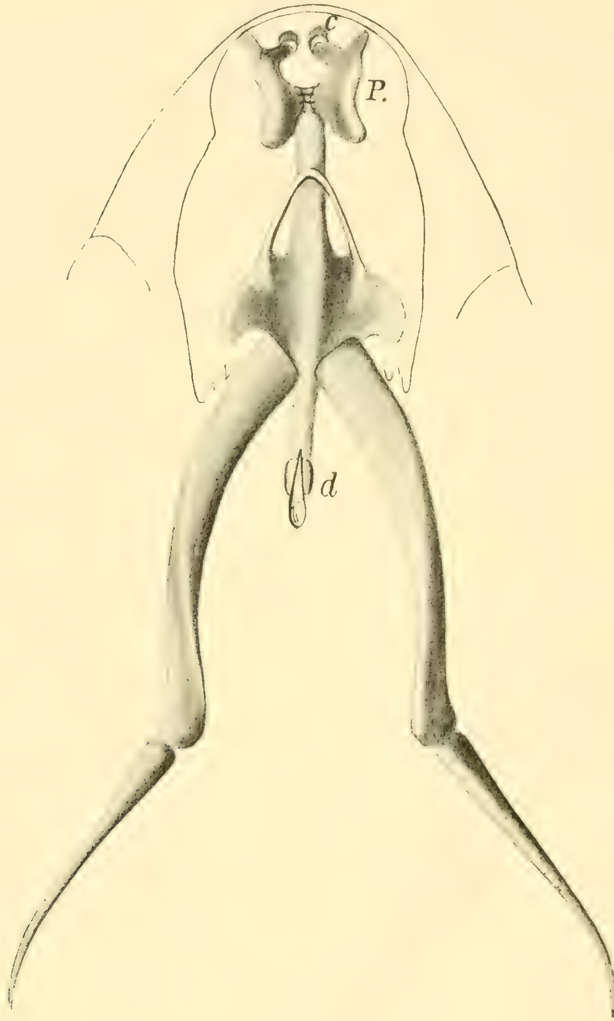
Es scheint dann vollkommen zu verschwinden, und wird durch Knochen ersetzt. Am ausgebildeten erwachsenen Tiere habe ich keine Reste mehr von ihm nachweisen können.

Die beiden Paraglossalia stossen mit ihrem hinteren medialen Zipfel fast vollkommen zusammen; immer noch besteht aber zwischen ihnen eine geringe Menge straffen Bindegewebes. Sehr deutlich ist jetzt das Gelenk zwischen ihnen und den Seitenteilen der Copula zu erkennen. Die an der Spitze liegenden kleinen, bisher vorknorpeligen Stückchen lassen schon Spuren von Knorpelgrundsubstanz erkennen. Die Gelenke zwischen ihnen und dem vorderen Zipfel der Paraglossalia sind deutlicher geworden.

Die Copula mit dem Ringe zeigt keine besonderen Umbildungen. Unter dem hintersten Ende der Copula liegt das kleine Knorpelstückchen, das schon besser abgegrenzt ist, und in der Figur mit d bezeichnet ist. Es enthält schon Knorpelgrundsubstanz. Die proximalen Enden der dritten Schlundbogenknorpel zeigen eine nicht unbeträchtliche Verlängerung gegen vorher.

Die nächste Textfigur 21 zeigt die Verhältnisse des Zungenbeinapparates von einem erwachsenen Wellenpapagei bei siebenfacher Vergrösserung. Der Unterkiefer ist nicht gezeichnet. Die Copula hat in ihrem vorderen Abschnitt eine ziemlich gleichmässige Breite bis zum vordersten Ende, das abgerundet ist. Ganz ähnlich ist der hintere Abschnitt, der zum Kehlkopf hinzieht, gestaltet, nur ist er etwas schlanker. Die Copula hat da, wo diese beiden Fortsätze entspringen, eine deutliche Verbreiterung, die zwei seitliche Fortsätze besitzt, nach hinten ragen und schon im letzten Stadium zu erkennen waren. Sie sind aus der Stelle der Copula entstanden, wo in früheren Stadien die proximalen Enden der zweiten Schlundbogenknorpel inserierten, haben aber wegen der Entwickelung der Muskel, denen sie Anheftung gewähren, eine bedeutende Verbreiterung erfahren. Die im vorigen Stadium ringförmig gestalteten Reste

dieser zweiten Bogen bilden jetzt eine oral gerichtete Spange, die vorn zugespitzt ist und am vorderen Teile des Mittelstückes der Copula entspringt. Ihre Form wird aus der Textfigur ohne



Textfigur 21.

Zungenbein vom ausgewachsenen Wellenpapagei gezeichnet bei siebenfacher Vergrösserung. Bezeichnung wie vorher.

weiteres deutlich. In der Mittellinie sieht man äusserlich nichts, was auf ihre Entstehung aus den paarigen Teilen deutet. Aber man sieht aus der Tatsache, dass die Spange mit ihrer Spitze weit nach vorn vorgewachsen ist, im Vergleich mit den früher beschriebenen Stadien, dass das Vorwachsen der Zungenanlage, das hier, wie früher mehrfach erwähnt wurde, wesentlich den dorsal von dem Zungenbeinapparat liegenden Teil der Zunge betrifft. Er verschiebt sich mit der Ausbildung der eigentlichen freien Zungenspitze nach vorn und ihm folgen die Muskeln und die mit den Muskeln verwachsene Skeletspange.

Vorn an der Zungenspitze liegen auch die leicht wieder erkennbaren Paraglossalia, die ihre bekannte Form wenig verändert haben. Eigentlich sind gegen das letzte Embryonalstadium nur die lateralen vorderen Spitzen weiter vor gewachsen und divergieren stärker als bisher. Ihre hinteren medialen Spitzen sind immer noch durch festes jetzt periostales Gewebe vereint. Das rundliche Loch zwischen den beiden vorderen Teilen der Paraglossalia ist wegen der im ganzen vorderen Abschnitte stärker gewordenen Divergenz der Knöchelchen etwas breiter geworden. Die Copulaspitze (Entoglossum) ragt jetzt nicht mehr so weit zwischen die Paraglossalia hinein, sondern liegt in dem Winkel, den die beiden Hinterränder der Paraglossalia miteinander bilden, und hört dicht bei dem straffen Bindegewebe, von dem eben die Rede war, auf. An den Seitenteilen der Enloglossumspitze befinden sich Gelenke mit den Paraglossalia.

Vorn liegen unter den vorderen medialen Enden der Paraglossalia die beiden dauernd knorpelig bleibenden Cartilagines apicis linguae, die an ihrer dorsalen Seite ein kleines Gelenk mit der Unterseite der Paraglossalia haben.

Die hinteren Hörner des Zungenbeines (dritte Schlundbogenknorpel) haben sich im ganzen wenig verändert. An der oberen Fläche der proximalen Abschnitte hat sich eine Kante ausge-

bildet, deren Verlauf aus der Abbildung deutlich zu erkennen ist. Ausserdem ist die lateralwärts konvexe Krümmung stärker geworden. Die distalen Stücke sind weiter nach aussen abgebogen als bisher, und sind im hintersten Abschnitte noch knorpelig. Sonst sind sie, wie alle übrigen Teile des Zungenbeines (mit den besonders erwähnten Ausnahmen) knöchern.

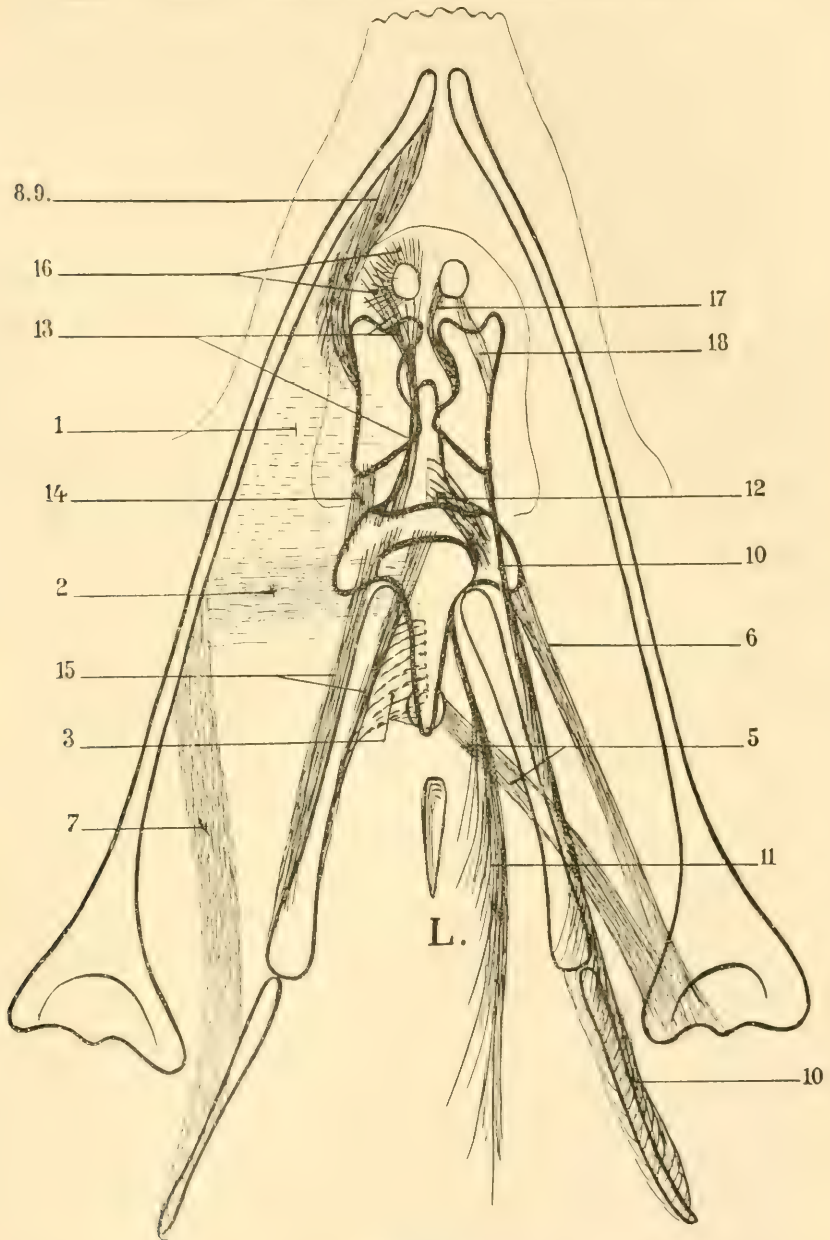
Unter dem hintersten Ende der Copula liegt das kleine Skeletstückchen, das schon früher erwähnt wurde und jetzt vollkommen verknöchert ist. Es ist von rundlicher Form, seine Kontur ist in der Abbildung mit einer dunklen Linie angegeben. Seine dem Zungenbeinstiel zugewendete Fläche ist konkav und mit dem Stiele gelenkig verbunden.

III. Muskeln und Nerven der Zunge.

Die Muskulatur der Zunge des Wellensittigs und des Zungenbeinapparates zeichnet sich, wie seit langem bekannt, durch besondere Differenzierung vor der Zunge anderer Vögel aus. Wenn wir die Zunge der Ente und des Sperlings als fast ganz muskelfrei kennen gelernt haben, so muss man die Papageienzunge als sehr muskelreich bezeichnen. Es ist zum Teil ungemein schwierig an den kleinen Präparaten vom Wellensittig und von seinen Embryonen alle Muskelelemente vollkommen zu sondern und zu erkennen. Ich habe vor allem eine zeichnerische Rekonstruktion der Muskeln von dem Embryonalstadium XIV gemacht, das sich von dem Zustand des ausgebildeten Tieres nicht wesentlich unterscheidet. Auf alle einzelnen Stadien der Muskelentwickelung wie bei der Ente bin ich bei dieser Species nicht wieder eingegangen, da die principiell wichtigen Verhältnisse nichts Besonderes zu bieten scheinen, mir auch nicht so viel einzelne Stadien zu Gebote standen, dass ich alles in demselben Grade wie dort hätte verfolgen können.

In dem Stadium XIV ist der

1. M u s c u l u s m y l o h y o i d e u s im vorderen Teil des



Textfigur 22.

Zeichnerische Rekonstruktion der Muskeln der Zunge und des Zungenbeines vom Wellenpapagei Stadium XIV. Die Knorpel sind mit schwarzer Linie umrandet. Bezeichnung siehe Text. L. Aditus laryngis.

Schnabels nicht entwickelt. Seine Ausdehnung erhellt aus der Textfigur 22, auf die ich ganz besonders verweise, da sie längere Beschreibungen der Muskel ersetzen kann. In seine Muskelmasse ist die sublinguale Drüse (cf. diese) eingebettet; ihr Ausführungsgang durchbohrt den Muskel. Die bekannte Raphe des Muskels ist da, wo sie auf der Drüse liegt, besonders breit.

2. Musculus hyomandibularis transversus ist ein dickerer aber schmalerer Muskel als der vorige, mit dem seine Faserrichtung parallel läuft. Seine Ausdehnung ist aus der Figur ersichtlich.

3. Musculus interceratoideus verhält sich ganz ähnlich wie bei der Ente. Er entspringt von dem oralen Abschnitt des Zungenbeinhornes an der medialen Seite; beide Muskeln vereinigen sich an einer Raphe, die ventral von dem hinteren Stiel des Zungenbeines liegt.

4. Musculus constrictor colli bietet keine Besonderheiten, soweit er an dem untersuchten Embryo vorhanden ist, und ist auch an der Figur nicht gezeichnet.

5. Musculus hyomandibularis medialis entspringt neben 6 von dem hinteren Abschnitt des Unterkiefers und setzt sich an dem kleinen ventral vom Zungenbeinstiel gelegenen Knorpelstückchen an (Cartilago subcopularis.)

6. Musculus hyomandibularis lateralis entspringt neben dem vorigen und setzt sich an den verdickten mittleren Teil des Zungenbeinkörpers an.

7. Musculus ceratomandibularis entspringt vom medialen Teile des hinteren Drittels des Unterkiefers und setzt sich an den hinteren Teil des Zungenbeinhornes an, das er bis zu seinem Ende vollkommen umgreift. Er wird nicht so wie bei der Ente von dem Nervus glossopharyngeus durchbohrt, man kann aber auch hier Nervenfasern von diesem Gehirnnerven zu dem Muskel treten sehen.

8. Musculus geniohyoideus. Er entspringt am unteren Rande des Unterkieferwinkels und zieht nach hinten zum lateralen Rande des vorderen Teiles des Paraglossale. Er ist beim Wellensittig ein sehr kräftiger Muskel.

9. Musculus genioglossus ist von dem vorigen deswegen nur undeutlich zu trennen, weil auch hier keine Fasern in die Substanz der Zunge hineintreten. Im übrigen ist auf die Bemerkungen zu verweisen, die bei der Zunge der Ente (S. 471) gemacht sind.

10. Musculus ceratohyoideus entspringt von dem oralen Teile des Hornes des Zungenbeines in bekannter Weise und inseriert zwischen dem Musculus 5 und 6 seine Sehne hindurchsendend, an dem hinteren lateralen Zipfel des Paraglossale.

11. System des Musculus sternohyoideus, von dem hier besonders der Tracheolaryngohyoideus entwickelt ist, der an dem Zungenbeinkörper, da wo das Zungenbeinhorn artikuliert, inseriert.

System des Musculus hyoglossus posterior. Er besteht aus folgenden Teilen.

12. Portio a entspricht dem Musculus hyoglossus posterior der Ente.

13. Portio b entspringt von dem Zungenbeinhorn und strahlt nach vorn dorsal vom Zungenbein in die Substanz der Zunge mit reichlichen Fasern aus. Er ist der eigentliche Musculus hyoglossus posterior, der den grössten Teil der Zunge mit Muskelfasern versorgt.

14. Portio c entspringt von der Basis des ringförmigen Knorpelstückes und setzt an der hinteren Ecke des Paraglosale an.

15. Portio d entspringt von dem oralen Teil des Zungenbeinhornes und setzt an die mediale und laterale Seite der ringförmigen Spange des Zungenbeines an. Er besteht aus

zwei fast vollkommen getrennten Portionen, die in der Textfigur zu erkennen sind. Man könnte ihn wohl als Musculus cerato-anularis bezeichnen, wenn man einen besonderen Namen dafür haben will.

· System des Musculus hyoglossus anterior. Zu ihm gehört:

16. Portio a, die von den paarigen Cartilagines apicis lingua entspringt und eine grosse Menge von Muskelfasern in die Zunge hineinsendet, die sich mit denen des Musculus 13 kreuzen. cf. Textfigur 22.

17. Portio b. Ein ganz kleiner Muskel, der von der medialen vorderen Spitze des Paraglossale entspringt und an die mediale Seite des hinteren Endes des Cartilago apicis linguae hintritt.

18. Portio c. Ebenfalls ein kleiner Muskel, der von der ventralen Seite des Paraglossale entspringt und an die laterale, hintere Seite der Cartilago apicis linguae herantritt.

Die Muskelfasern von 13 und 15 versehen ausschliesslich den freien Teil der Zunge mit Muskelfasern, durch sie wird die Papageienzunge zu einem muskulösen Organ, das sich ja auch in der Verwendung sehr wesentlich von den Zungen der bisher untersuchten Vögel unterscheidet. Ich habe an den untersuchten Stadien keine speziellen Muskeln der Zunge selbst finden können, alle Fasern stehen mit den genannten Skeletteilen in Zusammenhang. Da ein im strengen Sinne Musculus geniglossus nicht existiert, sind die eigentlichen Zungenmuskeln als Musculi hyoglossi zu bezeichnen. Funktionell scheint die Portio a des Musculus hyoglossus anterior mit dem Musculus genioglossus anderer Wirbeltiere Ähnlichkeit zu haben.

Die Innervation der einzelnen Muskelgruppen verhält sich prinzipiell nicht anders als bei den bisher untersuchten Vögeln. Genauere Untersuchungen über das Verhalten der Nerven und ihrer Entwickelung wurden nicht angestellt. Betreffs der Chorda

tympani, die Verbindung der Facialis zum Nervus alveolaris bezw. zum Nervus sublingualis, muss ich eine in voriger Arbeit unrichtig gegebene Bemerkung richtig stellen. Bei den Untersuchungen, die unter meiner Leitung Herr Futamura über die Facialismuskulatur gemacht hatte, stellte sich schon heraus, dass die Chorda tympani bei den Embryonen und beim erwachsenen Tier nachzuweisen war. In der unter Gaupps Leitung angefertigten Arbeit von Frl. Elisabeth Cords fand ich dann auch noch nähere Angaben darüber, die ich an dem vorliegenden Material vollkommen bestätigen kann. In derselben Arbeit findet sich auch die Bestätigung meiner Angabe über die Innervierung des Musculus ceratomandibularis durch den Nervus glossopharyngeus. Weiter will ich keine weiteren Bemerkungen über die Nervenentwickelung etc. machen.

IV. Entwickelung der Drüsen.

Die Drüsen der Wellenpapageizunge bieten nichts Besonderes in ihrer Anordnung oder in ihrer Ausbildung. Wir haben früher die

Glandulae linguales anteriores,
Glandulae linguales posteriores,
Glandulae sublinguales,
Glandulae linguo-laryngeae

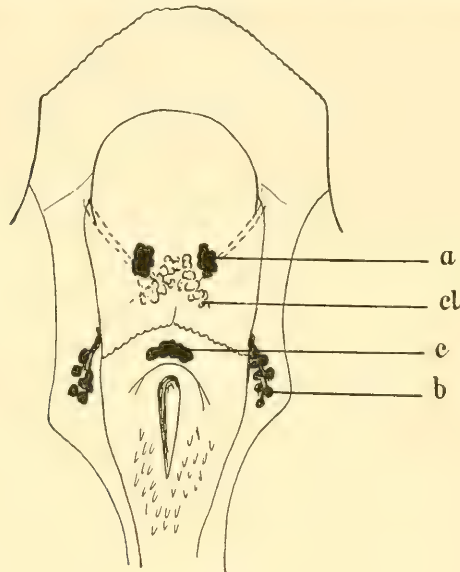
unterschieden. Sie sind alle beim Wellenpapagei wiederzufinden. Die Textfigur 23 giebt die Anlage der Drüsen beim Embryo (Stadium XIV) nicht allzu lange Zeit nach ihrer ersten Entwickelung.

Die Glandulae linguales anteriores beginnen unmittelbar hinter dem eigentlich muskulären vorderen Teil der Zunge. Die Glandulae linguales posteriores liegen dicht neben den hinteren Zipfeln der Zunge; sie sind unmittelbar an dem Rande der Zunge gelegen, so dass sie eigentlich nicht mehr der Zunge

selbst angehören. Sie sind aber den gleichnamigen Drüsen der anderen Vögel unbedingt zu vergleichen.

Die linguo-laryngealen Drüsen liegen vor und in späteren Stadien der Ausbildung neben dem Aditus laryngis.

Die sublingualen Drüsen entstehen besonders frühzeitig und sind in diesem Stadium schon durch einen recht langen Aus-



Textfigur 23.

Zeichnerische Rekonstruktion der Drüsenanlagen vom Stadium XIV. a Glandulae linguales anteriores. b Glandulae linguales posteriores. c Glandulae linguo-laryngeae. d Glandulae sublinguales.

führungsgang ausgezeichnet; sie liegen unter der Zunge und sind, wie früher schon erwähnt, ventral von Fasern des Musculus mylohyoideus umgeben. Die histologische Struktur der Drüsen unterscheidet sich, soweit dies der Erhaltungszustand der Präparate erkennen lässt, nicht wesentlich von den Drüsen der anderen Vögel.

Schlussbemerkungen.

Bei der Vergleichung der Ergebnisse dieser vorliegenden Untersuchungen mit den bereits veröffentlichten über die Ente und den Sperling wird recht deutlich, dass es nicht überflüssig war noch ein Species der Vögel zu untersuchen, denn der Wellenpapagei zeigt doch manche Besonderheiten, die zum Teil sogar überraschend genannt werden können. Ich will nur die Hauptpunkte hervorheben, denn es ist nicht nötig bei der schon so kurz wie möglich gegebenen Beschreibung noch einmal hier auf alle Einzelheiten einzugehen.

Bei der Ausbildung der Form der Zunge tritt beim Wellenpapagei recht deutlich als Unterschied zutage, dass die Ausbildung des Tuberculum impar schwer am Oberflächenrelief des Mundbodens zu erkennen ist. Wenn, wie wir gesehen haben, auch seine Bedeutung die nämliche ist, wie bei den bisher untersuchten Zungen, so ist seine Ausdehnung am Mundboden doch mitunter recht schwer zu erkennen.

Es scheint nicht, dass das Tuberculum impar sich an der Bildung der Zungenspitze, wie bei der Ente, besonders beteiligt, sondern es wird von den beiden medialen Partien der seitlichen Zungenwülste überragt, die dann allein das vordere rundliche Ende der Zunge bilden. Sonst bietet aber die Zunge vom Melopsittacus keine Besonderheiten, die nicht leicht verständlich wären. Nur ist die Scheidenbildung der Zunge, die bei den anderen Species recht rudimentär war, hier deutlicher, was wohl mit der grösseren Beweglichkeit der Zunge zusammenhängt.

Das Hauptinteresse nimmt der Stützapparat in Anspruch. Während die Meckelschen Knorpel an sich nichts Besonderes bieten, ist der kleine unpaare Knorpel in hohem Masse auffallend, der zwischen ihren medialen Enden gelegen ist, und der wohl gar nicht anders als eine Copula aufgefasst werden

kann. Es lässt sich keine Beziehung zur Hauptcopula des Branchialskeletes feststellen. Dass er sonst noch bei den Vögeln beobachtet wäre, habe ich nicht feststellen können, habe ich ihn auch bei den anderen untersuchten Tierklassen bisher nie finden können.

Man muss schon sehr weit in der Wirbeltierreihe heruntergehen, um eine Copula zwischen den Unterkieferbögen zu finden. Allerdings bieten einige Säugetiere ähnliches, doch davon später. Nichts erheblich Merkwürdiges bieten die Zungenbeinhörner und der hintere Stiel der Copula des Branchialskeletes. Aber beachtenswert ist der kleine unpaare Knorpel, der ventral von dem hinteren Ende des Stieles gelegen ist, und mit diesem eine gelenkige Verbindung zeigt, sodass die konvexe Fläche des Cylindergelenkes dem Zungenbein, die konkave Fläche dem kleinen selbständigen Knorpel angehört. Da an ihm Muskeln ansetzen, könnte man wohl die Ansicht haben, dass er nur ein in loco entstandener Knorpel ist, der aus dem Bindegewebe der Raphe entstanden ist, um mechanischer Inanspruchnahme besser zu genügen als das Bindegewebe selbst. Bei seiner Lage in unmittelbarster Nähe des Branchialskeletes muss natürlich vor allem daran gedacht werden, dass er genetisch zu diesem Skelet gehört. Bemerkenswert ist, dass er so spät auftritt und unpaar angelegt wird; ich habe ihn deswegen nicht direkt von irgend einem Teile des Branchialskeletes ableiten können; die Frage nach seiner Herkunft muss ich deswegen offen lassen, zumal da in den bisher untersuchten Species nichts Ähnliches gefunden werden konnte. Es ist wohl denkbar, dass die Untersuchung von anderen Vögeln noch weitere Auskunft über das merkwürdige Gebilde gibt.

Besonders interessant ist das Stück der Copula, das dem Ansatz der Zungenbeinhörner oralwärts folgt. Dies ist besonders verbreitert, läuft lateral in zwei stumpfe Zipfel aus und trägt eine nach vorn geneigte ringförmige Spange, an der sich, wie

gezeigt, eine ganze Reihe von Muskeln ansetzen. Die genaue Untersuchung der Ontogenese zeigt, dass die Zipfel sowie der Ring Derivate des zweiten Schlundbogenknorpels sind. Die lateralen Enden dieser Knorpel biegen sich im Laufe der Entwickelung dorsalwärts um, die freien Enden verwachsen miteinander, so dass im fertigen Zustand keine Spur der ehemals paarigen Anlage zu sehen ist. Auch die lateralen Zipfel müssen als Reste der Ansätze der zweiten Schlundbogenknorpel angesehen werden. Bei keinem der bisher untersuchten Tiere haben sich derartige merkwürdige Verhältnisse finden lassen. Bei den Papageien sind durchaus nicht immer solche Zustände zu sehen, denn bei einer von mir daraufhin untersuchten südamerikanischen Amazone fehlte diese Ringbildung vollkommen. Die dorsale Zusammenbiegung der lateralen Teile dieser Schlundbogenknorpel hängt wohl sicher auch mit der Verschmälerung der ganzen Mundbodengegend zusammen, und die Erhaltung der Knorpel überhaupt — denn angelegt werden sie, wie ich bereits nachwies auch bei der Ente und dem Sperling — ist wohl zurückzuführen auf die Reichhaltigkeit der wohlausgebildeten Muskeln, die an ihnen Ansatzpunkte etc. finden.

Der Processus entoglossus ist beim Wellensittig sehr wohl ausgebildet, und articuliert an der Spitze mit den beiden durch straffes Bindegewebe aneinandergehefteten Paraglossalia, deren Gestalt aus den Abbildungen ja leicht ersichtlich ist. Wie bei der Ente und dem Sperling findet man ausser den Paraglossalia in der Zungenspitze noch weitere Knorpelbildungen. Sie treten bei allen drei Species sehr spät auf und bleiben immer knorpelig, aber sie sind bei dem Wellensittig paarig, sind mit den ventralen Seiten der medialen vorderen Spitzen der Paraglossalia gelenkig verbunden und dienen Muskelfasern zum Ursprung. Bei der Ente und beim Sperling sind die Knorpel unpaar und ihre Beziehung zur Muskulatur ist ja eine äusserst reduzierte. Man wird ja kaum fehlgehen, wenn man die paarigen Zustände

als das Primäre ansieht, und die unpaaren Knorpel von den paarigen ableitet, wenn auch in der Ontogenese der Knorpel der Ente und des Sperlings keine Andeutung davon zu finden ist. Wegen ihrer Lage möchte ich die Knorpel als Cartilagines apicis linguae bezeichnen; mit der Bezeichnung soll absichtlich nichts über ihre phylogenetische Bedeutung ausgesagt sein. Darüber werden wir uns erst am Schlusse der ganzen Untersuchungsreihe aussprechen können.

Die Muskulatur der Zunge des Wellensittigs zeigt ja vielerlei Besonderes, vor allem die starke Ausbildung in den vorderen Zungenteilen, so dass damit erhebliche Unterschiede gegen die Zungen der Ente und des Sperlings gegeben sind. Wir brauchen aber auf die Einzelheiten hier nicht noch einmal einzugehen.

Im Innern der Zunge fehlen die Fettkörper vollständig, denn die geringen Fettanhäufungen an den muskelfreien Stellen sind kaum mit den enormen Massen, wie wir sie bei der Ente fanden, zu vergleichen. Ebensowenig spielen die cavernös erweiterten Venen eine Rolle. Auf weitere Einzelheiten wollen wir hier nicht wieder zurückkommen.

So denke ich gezeigt zu haben, dass die Untersuchung der Zungenentwickelung des Wellensittigs doch manche wertvolle Ergänzung unserer Kenntnisse beibringt. Und so würde sicherlich auch die sorgfältige Untersuchung weiterer Vogelspecies noch mancherlei Überraschungen bringen.

Tafel-Erklärung.

Fig. 1. Mundboden vom Embryo (Stadium IV) des Wellensittig, auspräpariert und nach dem Originalpräparat bei vierzigfacher Vergrösserung gezeichnet. Man sieht die seitlichen Zungenwülste, die sich von den ersten Schlundbögen schon deutlich abgliedern. Die Ausdehnung des Tuberculum impar ist nach der Textfigur 5 zu beurteilen. I. II. III. Schlundbogen.

Fig. 2. In derselben Weise dargestelltes Präparat bei 30 facher Vergrösserung. cf. Textfigur 6. Stadium VI.

Fig. 3. Präparat des Mundbodens gezeichnet bei 30 facher Vergrösserung Stadium VII. cf. Textfigur 7.

Fig. 4. Präparat des Mundbodens (Stadium VIII) gezeichnet bei ca. 30 facher Vergrösserung. Die Zunge beginnt sich deutlich von der Unterlage abzuheben. cf. Textfigur 8.

Fig. 5. Unterkiefer, Zunge und Kehlkopf vom Stadium X. cf. Textfigur 9. 30 fache Vergrösserung.

Fig. 6. Vom Stadium X bei derselben Vergrösserung gezeichnet. cf. Textfigur 10.

Fig. 7. Vom Stadium XII bei derselben Vergrösserung gezeichnet. cf. Textfigur 11.

Fig. 8. Vom Stadium XIV bei 15 facher Vergrösserung gezeichnet. cf. Textfigur 12.

Fig. 9. Zunge, Unterkiefer etc. vom erwachsenen Wellenpapagei bei fünffacher Vergrösserung gezeichnet. cf. Textfigur 13.

Druck der Kgl. Universitätsdruckerei von H Stürtz in Würzburg.